

**Analyse und Modellierung der Anpassungsreaktionen von
Blumenkohl (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) an eine limitierte
Wasserversorgung**

Von dem Fachbereich Gartenbau
der Universität Hannover
zur Erlangung
des akademischen Grades eines

Doktors der Gartenbauwissenschaften
-Dr. rer. hort.-

genehmigte
Dissertation
von

Dipl.-Ing. agr. Martin Kochler
geboren 06. Juni 1965 in Bad Harzburg

2001

Referent: Prof. Dr. H. Stützel

Korreferent: Prof. Dr. U. Schmidhalter

Tag der Promotion: 13. Dezember 2000

Aber was soll man denn machen, wenn die einzige und direkte Bestimmung jedes klugen Menschen das Schwätzen ist, das heisst: mit Vorbedacht leeres Stroh dreschen.

F.M. Dostojewski, Aufzeichnungen aus dem Untergrund

Kurzfassung

Martin Kochler: Analyse und Modellierung der Anpassungsreaktionen von Blumenkohl (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) an eine limitierte Wasserversorgung

Schlagwörter: Blumenkohl, Trockenstress, Simulationsmodell

Die zunehmende Reglementierung der Berechnungsmengen erfordert bei gleichzeitiger Sicherung des Ertragsniveaus einen effizienten Einsatz des Produktionsfaktors Beregnungswasser. Hierfür ist eine präzise Bewässerungssteuerung erforderlich, die am tatsächlichen Wasserbedarf der Pflanzen ausgerichtet ist. Bislang stehen zur Berechnung des Wasserbedarfs einer Kultur nur sehr grobe Abschätzmethoden zur Verfügung, welche die Anpassungsreaktionen der Pflanzen an Trockenheit nicht berücksichtigen. Das Ziel dieser Arbeit war deshalb, die Wechselwirkungen zwischen Wasserangebot und Ertragsbildung unter spezieller Berücksichtigung der Anpassungsreaktionen an eine limitierte Wasserversorgung am Beispiel der Intensivkultur Blumenkohl (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) zu analysieren.

Dazu wurden in den Jahren 1995 bis 1997 drei Feldversuche und 1997 zwei Gefäßversuche durchgeführt. Im Rahmen der Gefäßversuche wurden die Anpassungsreaktionen in den Bereichen Stomataregulierung, Blattwasserpotential, osmotisches Potential der Blätter, des Blattflächenwachstums und der Trockenmasseentwicklung sowie deren Verteilung auf die einzelnen Pflanzenorgane detailliert und mit hoher zeitlicher Auflösung erfaßt. In den Feldversuchen wurde in größeren zeitlichen Abständen die Trockenmasseentwicklung von Blatt, Strunk sowie Infloreszenz, die Blattfläche und 1996 auch das Wurzelwachstum erfaßt. Die Analyse der ermittelten Daten konzentrierte sich auf die Herausarbeitung funktioneller Zusammenhänge zwischen der Wasserversorgung und a) der Transpiration bzw. Stomataregulierung, b) der Partitionierung der Trockenmasse zwischen den Organen, c) des Wurzel- sowie des Blattwachstums und d) der Trockenmasseproduktion.

Die Auswirkungen von Trockenstress auf die Transpiration ließen sich auf Gesamtpflanzenebene durch ein vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum, Ψ_{WR} , und dem potentiellen Transpirationsbedarf abhängigen Modellansatz beschreiben. Zur Beschreibung des Einflusses der Wasserversorgung auf den stomatären Widerstand, r_s , wurden drei Modellansätze entwickelt. Im ersten Modell wird r_s in Abhän-

gigkeit von Ψ_{WR} und dem Sättigungsdefizit der Luft beschrieben. Der zweite Modellansatz beschreibt r_s in Abhängigkeit vom Blattwasserpotential, und im dritten Modellansatz wird r_s vom Blattwasserpotential und der Abszissinsäurekonzentration im Xylem gesteuert.

Die Analyse der auf das Wachstum bezogenen Teilaspekte erfolgte im Rahmen eines mit einem Wasserhaushaltsmodell gekoppelten Ertragbildungsmodells. Trockenstress führte zu einer verstärkten Assimilatverlagerung in die Wurzeln und zu einer Erhöhung der Durchwurzelungstiefe sowie zu einer geringeren spezifischen Wurzellänge. Mathematisch ließen sich diese Anpassungsreaktionen durch einen maßgeblich von Ψ_{WR} bestimmten Modellansatz beschreiben. Auch die Anpassungsreaktionen des Blattapparates an eine limitierte Wasserversorgung wie eine verstärkte Seneszenz oder eine Verringerung der spezifischen Blattfläche, SLA, konnten in Abhängigkeit von Ψ_{WR} beschrieben werden. Für die Abschätzung der SLA war die Entwicklung des osmotischen Potentials der Blatzellen von entscheidender Bedeutung. Die Trockenmasseproduktion konnte durch einen auf der Lichtnutzungseffizienz basierenden Modellansatz beschrieben werden. Der Einfluß der Wasserversorgung auf die Trockenmasseproduktion wurde dabei durch einen von der relativen Transpiration abhängigen Faktor berücksichtigt.

Summary

Martin Kochler: Analysis of the adaptation mechanisms of cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) to a limited water supply

Key words: cauliflower, drought stress, simulation model

Increasing restriction of water used for plant watering calls for irrigation scheduling schemes based on the actual demand of the plants. Such schemes also have to ensure a high yield efficiency of the productive factor water. Hitherto, only crude methods are available which neglect the influence of the adaptation of plants to limited water supply. The objective of this study was to analyse the relationships between water supply and yield by cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) with special attention on the adaptation mechanisms to limited water supply.

In field trials conducted in 1995-1997 and two pot experiments conducted in 1997 the effects of a limited water supply were examined using different irrigation regimes. In the pot experiments data on stomatal resistance, leaf water potential, leaf osmotic potential, leaf area as well as total plant biomass and its allocation to the various plant organs were obtained in detail. In the field trials the data on total plant biomass and its allocation to leaf, stem, and inflorescence as well as leaf area and in 1996 also root growth were obtained in less detail and larger time steps. The analysis of the observational data focussed on the relationships between water supply and a) transpiration as well as stomatal resistance, b) partitioning of the biomass between the various organs, c) root and leaf growth and d) total biomass production.

The influence of drought stress on transpiration at plant level could be described by a model based on the soil water potential in the rooting zone, Ψ_{WR} , and the potential transpiration demand of the plants. For modelling stomatal resistance three models were developed. The first model assumes that r_s depends on Ψ_{WR} , and the vapour pressure deficit. The second model postulates, that r_s increases in relation to the leaf water potential. In the third model r_s is a function of the leaf water potential and the concentration of abscisic acid in the xylem.

Growth processes of cauliflower were analysed within a model which was linked to a soil water balance model. Drought stress resulted in an increased assimilate transfer

to the roots, an increase in rooting depth, and a decrease of the specific root length. These adaptation mechanisms could be described with a model which is mainly driven by Ψ_{WR} . Also the adaptation mechanisms of the leaves, i.e. higher senescence rate or a lower specific leaf area, SLA, could be modelled in respect to Ψ_{WR} . Osmotic potential of the leaf cells strongly affected SLA. The biomass production under limited water supply could be described with a model based on the light use efficiency, LUE, where LUE is modified by the relationship between actual and potential transpiration.

Inhaltsverzeichnis

| | | |
|-----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 1 | Abkürzungsverzeichnis | 2 |
| 2 | Einleitung | 11 |
| 3 | Material und Methoden | 16 |
| 3.1 | Gefäßversuche | 16 |
| 3.2 | Feldversuche | 25 |
| 3.3 | Statistische Auswertung | 31 |
| 4 | Transpiration von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen | 32 |
| 4.1 | Einleitung | 32 |
| 4.2 | Modellbeschreibung | 34 |
| 4.3 | Ergebnisse | 37 |
| 4.4 | Diskussion | 47 |
| 5 | Partitionierung der Trockenmasse von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen | 52 |
| 5.1 | Einleitung | 52 |
| 5.2 | Modellbeschreibung | 53 |
| 5.3 | Ergebnisse | 66 |
| 5.4 | Diskussion | 78 |
| 6 | Modell zur Beschreibung der Blatttrockenmasse und –fläche auf Einzel- blattniveau von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen | 81 |
| 6.1 | Einleitung | 81 |
| 6.2 | Modellbeschreibung | 82 |
| 6.3 | Ergebnisse | 87 |
| 6.4 | Diskussion | 94 |
| 7 | Trockenmasseproduktion von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen | 98 |
| 7.1 | Einleitung | 98 |
| 7.2 | Modellbeschreibung | 99 |
| 7.3 | Ergebnisse | 100 |
| 7.4 | Diskussion | 104 |
| 8 | Schlussbetrachtung | 106 |
| 9 | Literaturverzeichnis | 111 |

1 Abkürzungsverzeichnis

| | | |
|-----------------------------------------------|------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|
| [ABA] | Abszisisäurekonzentration im Xylem | $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$ |
| a_{ABA} | Parameter in der Berechnung von [ABA] | $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{ Pa}^{-1}$ |
| A_{inst} | unmittelbare Nettoassimilationsrate auf Blatt-ebenen | $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-2}$ |
| a_{LUE} | Schätzparameter bei der Berechnung der LUE | $\text{g}\cdot\text{m}^2\cdot\text{MJ}^{-2}$ |
| a_{zr} | Parameter in der Berechnung von z_r | $^{\circ}\text{C}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ |
| b_{ABA} | Parameter in der Berechnung von [ABA] | $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ |
| BB | Blattbreite | cm |
| BF | Blattfläche | cm^2 |
| BF_{turg} | turgeszente Blattfläche | $\text{cm}^2\cdot\text{Pflanze}^{-1}$ |
| BL | Blattlänge | cm |
| b_{zr} | Parameter in der Berechnung von z_r | $\text{cm}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ |
| b_{zr0} | Parameter in der Berechnung von z_r | $\text{cm}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}$ |
| CIF | Korrekturfaktor bei der Berechnung von Q | |
| cp | spezifische Wärmekapazität der Luft | $\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$ |
| D | Pflanzendurchmesser | m |
| $(d_{\text{TMBlatt}}/\text{dt})_{\text{pot}}$ | potentielle Zuwachsrates der Trockenmasse eines Blattes | $\text{g}\cdot\text{d}^{-1}$ |
| D_{W} | Diffusivität von Wasser im Boden | $\text{cm}^2\cdot\text{d}^{-1}$ |
| e_a | aktueller Dampfdruck der Luft | kPa |
| E_{akt} | aktuelle Evaporation je m^2 Bodenfläche | $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ |
| e_s | Sättigungsdampfdruck der Luft | kPa |
| ET_{akt} | aktuelle Evapotranspiration je m^2 Bodenfläche | $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ |
| ET_{pot} | potentielle Evapotranspiration je m^2 Bodenfläche | $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ |
| $f1_{\text{bzt}}$ | Parameter in der Berechnung von b_{zr} | $\text{cm}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}$ |
| $f1_{\text{BZsen}}$ | Parameter in der Berechnung der Anzahl seneszenten Blätter | $^{\circ}\text{C}^{-1}$ |

| | | |
|------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|
| $f_{2\text{BZsen}}$ | Parameter in der Berechnung der Anzahl seneszenten Blätter | |
| $f_{3\text{BZsen}}$ | Parameter in der Berechnung der Anzahl seneszenten Blätter | |
| $f_{4\text{BZsen}}$ | Parameter in der Berechnung der Anzahl seneszenten Blätter | |
| $f_{1\text{fgen}}$ | maximaler Anteil des oberirdischen Trockenmassezuwachses den $d\text{TM}_{\text{gen}}/dt$ erreichen kann | |
| $f_{1\text{fSLAosmo}}$ | Parameter in der Berechnung von f_{SLAosmo} | d^{-1} |
| $f_{1\text{fSLAWR}}$ | Parameter in der Berechnung von f_{SLAWR} | |
| $f_{1\text{rf}}$ | Parameter in der Berechnung von r_f | $\text{d}^2 \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ |
| $f_{2\text{rf}}$ | Parameter in der Berechnung von r_f | $\text{d} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ |
| $f_{1\text{Takt}}$ | Parameter in der Berechnung der aktuellen Transpiration je Blattflächeneinheit | $\text{cm}^2 \cdot \text{d}^{-1} \text{ ml}^{-1}$ |
| $f_{1\text{TMS}}$ | Parameter in der Berechnung von TM_S mittels einer expolinearen Funktion | $^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ |
| $f_{2\text{TMS}}$ | Parameter in der Berechnung von TM_S mittels einer expolinearen Funktion | $\text{g} \cdot (^\circ\text{C} \cdot \text{d})^{-1}$ |
| $f_{1\text{TUE}}$ | Parameter in der Berechnung von TUE | $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ |
| $f_{2\text{TUE}}$ | Parameter in der Berechnung von TUE | $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ |
| $f_{1\psi\text{WRrs}}$ | Parameter in der Berechnung von Ψ_{WRrs} | |
| $f_{2\psi\text{WRrs}}$ | Parameter in der Berechnung von Ψ_{WRrs} im Gefäßversuch | kPa^{-1} |
| $f_{2\text{WRrsF}}$ | Parameter zur Berechnung von Ψ_{WRrs} unter Feldbedingungen | $\text{mm} \cdot \text{d}^{-1}$ |
| $f_{1\psi\text{WRT}}$ | Parameter in der Berechnung von Ψ_{WRT} | |
| $f_{2\psi\text{WRT}}$ | Parameter in der Berechnung von Ψ_{WRT} | $\text{ml} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ |
| f_{Blattmax} | maximalen Anteil den ein einzelnes Blatt aus dem ihm zur Verfügung stehenden Assimilatepool zur eigenen Trockenmassebildung nutzen kann | |
| f_{evap} | Reduktionsfaktor bei der Berechnung der aktuellen Evaporation | |

| | | |
|------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| f_{fR} | Anteil am gesamten Trockenmassezuwachs, der zur Bildung von Feinwurzeln genutzt wird | |
| f_{gen} | Proportionalitätsfaktor zwischen generativer und gesamter oberirdischer Trockenmasse | |
| f_{gen0} | Parameter in der Berechnung von f_{gen} | |
| f_{SLAmin} | Parameter in der Berechnung von $f_{SLAosmo}$ | |
| $f_{SLAosmo}$ | Parameter in der Berechnung von SLA | |
| $f_{SLAosmomax}$ | maximale relative Erhöhung von SLA_0 durch osmotische Anpassung | |
| f_{SLAWR} | Parameter in der Berechnung von SLA | |
| FM | Frishmasse | g |
| $FM_{sätt}$ | Frishmasse nach 4-stündiger Aufwässerung in destilliertem Wasser | g |
| GG | Großgefäßversuch | |
| GOF | Geländeoberfläche | |
| I_{max} | maximal mögliche Wasseraufnahme der Wurzeln | $cm \cdot s^{-1}$ |
| I_{rel} | Verhältnis der maximal möglichen Wasseraufnahme der Wurzeln in einem Bodenkompartment zur maximal möglichen Wasseraufnahme des ganzen Wurzelsystems | |
| k | Extinktionskoeffizient für PAR | |
| $k(\theta)$ | ungesättigte Wasserleitfähigkeit | $cm \cdot d^{-1}$ |
| KD | Kopfdurchmesser | cm |
| KG | Kleingefäßversuch | |
| k_r | Parameter, der den relativen Abfall der Wurzellängendichte mit der Tiefe beschreibt | cm^{-1} |
| k_{RG} | Extinktionskoeffizient für Globalstrahlung | |
| k_s | gesättigte Wasserleitfähigkeit im Boden | $cm \cdot d^{-1}$ |
| I | Parameter der van Genuchten - Mualem Gleichungen | |
| LAI | Blattflächenindex | |

| | | |
|-------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|
| LUE | Lichtnutzungseffizienz | $\text{g} \cdot \text{MJ}^{-1}$ |
| LUE ₀ | maximal mögliche LUE | $\text{g} \cdot \text{MJ}^{-1}$ |
| m _{Takt} | Parameter in der Berechnung der aktuellen Transpiration je Blattflächeneinheit | $\text{ml} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ |
| MESZ | mitteleuropäische Sommerzeit | h |
| m _{WRrs} | Parameter in der Berechnung von rs in Abhängigkeit von Ψ_{WR} | $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ |
| m _{Ψ_{BL}} | Parameter in der Berechnung von rs in Abhängigkeit von Ψ_{BL} | $\text{s} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ |
| n | Parameter der van Genuchten - Mualem Gleichungen | |
| n _{BZsen} | Anzahl sichtbarer Blätter | |
| n _{BZsen} | Anzahl seneszenten Blätter | |
| o | Parameter in der Beschreibung des Zusammenhangs zwischen TM _{tR} und TM _S | |
| p | Parameter in der Beschreibung des Zusammenhangs zwischen TM _{tR} und TM _S | |
| PAR | photosynthetisch aktive Strahlung | $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ |
| PWP | permanenter Welkepunkt | kPa |
| Q | vom Pflanzenbestand aufgenommene PAR | $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ |
| ra | aerodynamischer Widerstand | $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ |
| rc | Bestandeswiderstand | $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ |
| rc _{akt} | aktueller Bestandeswiderstand | $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ |
| rc _{pot} | potentieller Bestandeswiderstand | $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ |
| rF | relative Luftfeuchte | % |
| r _f | Zunahmerate von f _{gen} | $\text{d} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ |
| R _G | Globalstrahlung | $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ |
| rgc | relativer Bedeckungsgrad des Bodens | |

| | | |
|-------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|
| r_{grV} | durchschnittliche relative Wachstumsrate der oberirdischen Trockenmasse während der Vernalisation | d^{-1} |
| R_n | Nettostrahlung an der Bestandesobergrenze | $MJ \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ |
| r_s | mittlerer stomatärer Widerstand | $s \cdot m^{-1}$ |
| r_{sm} | Parameter in der Berechnung von r_s in Abhängigkeit von [ABA] | $m^2 \cdot s \cdot mol^{-1}$ |
| r_{smax} | maximaler mittlerer stomatärer Widerstand | $s \cdot m^{-1}$ |
| r_{smin} | minimaler mittlerer stomatärer Widerstand | $s \cdot m^{-1}$ |
| RWG | relativer Wassergehalt der Blätter | % |
| $S(z,t)$ | Senkenterm für die Wasseraufnahme der Pflanzen | $l \cdot cm^{-3} \cdot d^{-1}$ |
| SD | Sättigungsdefizit der Luft | kPa |
| SD_{ave} | mittleres Sättigungsdefizit eines Tages | kPa |
| SLA | Spezifische Blattfläche | $cm^2 \cdot g^{-1}$ |
| SLA_0 | Spezifische Blattfläche bei ausreichender Wasserversorgung | $cm^2 \cdot g^{-1}$ |
| SLA_{min} | minimale spezifische Blattfläche | $cm^2 \cdot g^{-1}$ |
| Stress | Stressdauer, die für die Berechnung von $f_{SLAosmo}$ von Bedeutung ist | d |
| SWL | spezifische Wurzellänge | $cm \cdot g^{-1}$ |
| SWL_0 | spezifische Wurzellänge bei ausreichender Wasserversorgung | $cm \cdot g^{-1}$ |
| t | Zeit | s |
| T_{akt} | aktuelle Transpiration | $g \cdot Pflanze^{-1} \cdot d^{-1}$ |
| T_{aktBF} | aktuelle Transpiration je Blattflächeneinheit | $ml \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$ |
| T_{inst} | unmittelbare Transpiration auf Blattebene | $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ |
| T_{pot} | potentielle Transpiration | $mm \cdot d^{-1}$ |
| T_{potBF} | potentielle Transpiration je Blattflächeneinheit | $ml \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$ |
| T_{Ref} | anhand der Penman-Monteith-Gleichung berechnete Referenztranspiration einer gut bewässerten Rasenfläche | $mm \cdot d^{-1}$ |

| | | |
|-------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|
| T_{rel} | relative Transpiration, Verhältnis von aktueller Transpiration zu potentieller Transpiration bzw. aktueller Transpiration je Blattflächeneinheit zu potentieller Transpiration je Blattflächeneinheit | |
| Temp | Temperatur | °C |
| Temp _b | Basistemperatur bei der Berechnung der Temperatursummen | °C |
| TM _{Blattges} | Trockenmasse des gesamten Blattapparats | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _{Blatt} | Trockenmasse eines Blattes | g |
| TM _{Blattturg} | Trockenmasse der turgeszenten Blätter | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _{fr} | Trockenmasse der Feinwurzeln | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _{gen} | Trockenmasse des generativen oberirdischen Pflanzenteils | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _{ges} | Trockenmasse der gesamten Pflanze | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _S | Trockenmasse aller oberirdischen Pflanzenteile | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _{Strunk} | Trockenmasse des Strunks | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _{tr} | Trockenmasse der Pfahlwurzeln | g·Pflanze ⁻¹ |
| TM _{veg} | Trockenmasse der vegetativen oberirdischen Pflanzenteile | g·Pflanze ⁻¹ |
| TNP | Tag nach Pflanzung | |
| TS | Temperatursumme nach Pflanzung | °C·d ⁻¹ |
| TS _{nV} | Temperatursumme nach Beendigung der Vernalisation | °C·d ⁻¹ |
| TS _{TMS} | Temperatursumme nach Pflanzung ab der dTM _S /dt von der exponentiellen in die lineare Phase wechselt | °C·d ⁻¹ |
| TS _{zrcrit} | Temperatursumme nach Pflanzung zum Zeitpunkt des Wechsels von der exponentiellen in die lineare Tiefenwachstumsphase der Wurzel | °C·d ⁻¹ |
| TUE | Transpirationsnutzungseffizienz | g·l ⁻¹ |
| TUE ₀ | Transpirationsnutzungseffizienz bei optimaler Wasserversorgung | g·l ⁻¹ |

| | | |
|-----------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| TUE_{inst} | unmittelbare Transpirationsnutzungseffizienz auf Blattebenen | $\mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{molH}_2\text{O}$ |
| $TUE_{instrel}$ | relative unmittelbare Transpirationsnutzungseffizienz auf Blattebenen | |
| TUE_{max} | maximal mögliche Transpirationsnutzungseffizienz | $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ |
| v_w | Windgeschwindigkeit | $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ |
| WL | Wurzellänge | $\text{cm} \cdot \text{m}^{-2}$ |
| WLD | Wurzellängendichte | $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ |
| WLD_0 | Wurzellängendichte an der Bodenoberfläche | $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ |
| WLD_{ave} | mittlere Wurzellängendichte je Bodenschicht | $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ |
| WL_{ges} | Gesamtwurzellänge | $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-2}$ |
| x | Radius eines Einzelwurzelzylinders bei gleichmäßig verteilter, paralleler Anordnung der Wurzeln im Boden | cm |
| z | Tiefe unter GOF | cm |
| z_r | Durchwurzelungstiefe | cm |
| z_{r0} | Durchwurzelungstiefe bei Pflanzung | cm |
| z_{rcrit} | Durchwurzelungstiefe zum Zeitpunkt des Wechsels von der exponentiellen in die lineare Tiefenwachstumsphase der Wurzel | cm |
| α | Parameter der van Genuchten - Mualem Gleichungen | cm^{-1} |
| β_{ABA} | Parameter in der Berechnung von r_s in Abhängigkeit von [ABA] | $\text{mg}^1 \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ |
| γ | Psychrometerkonstante | $\text{kPa} \cdot \text{K}^{-1}$ |
| δ_{ABA} | Parameter in der Berechnung von r_s in Abhängigkeit von [ABA] | MPa^{-1} |
| Δ | Steigung der Wasserdampfsättigungskurve | $\text{kPa} \cdot \text{K}^{-1}$ |
| λ | latente Verdunstungsenergie von Wasser | $\text{MJ} \cdot \text{kg}^{-1}$ |
| μ | relative Wachstumsrate der Blatttrockenmasse | $\text{g} \cdot \text{d}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ |

| | | |
|-------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------|
| ρ | Dichte der Luft | $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ |
| θ | volumetrischer Bodenwassergehalt | $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ |
| θ_{PWP} | volumetrischer Wassergehalt am permanenten Welkepunkt | $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ |
| θ_r | volumetrischer Restbodenwassergehalt | $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ |
| θ_s | volumetrischer Bodenwassergehalt bei Sättigung | $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ |
| Ψ_B | Bodenwasserpotential | kPa |
| $\Psi_{\text{B}[0-5]}$ | Bodenwasserpotential in der Schicht 0-5 cm unter Geländeoberfläche | kPa |
| Ψ_{BL} | Blattwasserpotential | MPa |
| Ψ_{BLcrit} | Blattwasserpotential ab dem es zu einer Erhöhung des mittleren stomatären Widerstandes kommt | MPa |
| Ψ_{BLtot} | Wasserpotential des Zellsaftes der Blätter | MPa |
| Ψ_{osmo} | osmotisches Potential der Blätter | MPa |
| Ψ_{PWP} | Bodenwasserpotential am permanenten Welkepunkt | kPa |
| Ψ_{WR} | Mittleres Bodenwasserpotential im Wurzelraum | kPa |
| Ψ_{WRBZsen} | Bodenwasserpotential im Wurzelraum, ab dem es zu einer verstärkten Seneszenz der Blätter kommt | kPa |
| Ψ_{WRrs} | Bodenwasserpotential im Wurzelraum ab dem es zu einer Erhöhung des mittleren stomatären Widerstandes kommt | kPa |
| Ψ_{WRSLA} | Bodenwasserpotential im Wurzelraum ab dem es zu einer Erhöhung des osmotischen Potentials in den Blattzellen kommt | kPa |
| Ψ_{WRT} | Bodenwasserpotential im Wurzelraum ab dem es zu einer Veränderung der SLA kommt | kPa |
| Ψ_{WRTUE1} | Bodenwasserpotential im Wurzelraum ab dem es aufgrund der Stomataregulierung zu einer Einschränkung der Transpiration kommt, entspricht Ψ_{WRT} | kPa |
| Ψ_{WRTUE2} | Bodenwasserpotential im Wurzelraum bei dem TUE_{max} erreicht wird | kPa |

| | | |
|-------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Ψ_{Wurzel} | Wasserpotential der Wurzel | kPa |
| Ψ_{WRW} | Bodenwasserpotential im Wurzelraum ab dem es zu einer Veränderung des Wurzelwachstums kommt | kPa |
| $\overline{\Psi}_{\text{WR}}$ | Durchschnitt des mittleren Bodenwasserpotentials im Wurzelraum der letzten drei Tage | kPa |

Größen, die auf Einzelpflanzenebene erfasst wurden, wurden im Rahmen der Darstellung der Daten der Feldversuche teilweise durch Multiplikation mit der Bestandesdichte [$\text{Pflanze} \cdot \text{m}^{-2}$] auf die Bodenfläche bezogen umgerechnet.

2 Einleitung

Die Ertragsleistung von landwirtschaftlichen Kulturpflanzen ist eng mit deren Wasserversorgung verknüpft. Dies gilt in besonderem Maße für Gemüsekulturen, da sie teilweise als Zweitkulturen nicht auf im Winterhalbjahr gespeicherte Wasservorräte zurückgreifen können oder ein wenig leistungsfähiges Wurzelsystem besitzen. Zur Ertragssicherung müssen deshalb viele Intensivgemüsearten bewässert werden (Hartmann *et al.*, 1988; Wiebe, 1971). Dies wird zukünftig aufgrund zunehmender Nutzungskonflikte um knapper werdende Wasserressourcen und damit verbundener staatlicher Umweltauflagen nur noch in eingeschränktem Maße und mit höherem ökonomischen Aufwand möglich sein. Hieraus erwächst die Notwendigkeit des effizienten Einsatzes des Beregnungswassers, d.h. die Bewässerung muss sich stärker an dem tatsächlichen und nicht wie im Moment am potentiellen Wasserbedarf der Kultur orientieren (Hartmann *et al.*, 1989b).

Der Wasserbedarf einer Kultur ist von klimatischen Größen (Sättigungsdefizit der Luft, Strahlungsintensität u.a.) und von verschiedenen Pflanzeigenschaften (z.B. Blattfläche) abhängig (Allen *et al.*, 1994). Das Wasserangebot ergibt sich in erster Näherung aus der im effektiven Wurzelraum vorhandenen nutzbaren Feldkapazität und der während der Kulturdauer stattfindenden Ergänzung dieses Vorrats durch natürlichen Niederschlag, kapillaren Aufstieg und Beregnung.

Das zu lösende Grundproblem bei der Beschreibung der aktuellen Wasserversorgung in pflanzenbaulichen Produktionssystemen besteht darin, gleichzeitig den Wasserbedarf der Pflanzen, die Menge des ihnen zur Verfügung stehenden Bodenwassers und die Reaktion der Pflanzen bei eingeschränktem Wasserangebot sowie die Wechselwirkungen zwischen diesen drei Faktoren zu quantifizieren.

Insbesondere gilt es, die Wechselwirkungen zwischen Wasserversorgung und Pflanzenwachstum zu berücksichtigen, da Pflanzen mit komplexen Anpassungsreaktionen auf eine limitierte Wasserversorgung reagieren (Tab. 2.1) (Campbell und Turner, 1990; McDonald und Davies, 1996; Schulze, 1986b), und diese Anpassungsreaktionen einen direkten Einfluss auf den weiteren Wasserbedarf und auf den Ertrag ausüben (Campbell und Turner, 1990; Ludlow und Muchow, 1990).

So reagiert z.B. das Blattwachstum sehr empfindlich und zu einem frühen Zeitpunkt auf Trockenstress (Hsiao und Jing, 1987). Dieser Zusammenhang zwischen verringertem Wasserangebot und einer Verringerung des Blattwachstums ist für eine Viel-

zahl von Pflanzenarten nachgewiesen (Cox und Jolliff, 1987; Cruz *et al.*, 1986; Henson *et al.*, 1989; Rawson und Turner, 1982b; Tanguiling *et al.*, 1987). Das eingeschränkte Blattwachstum bewirkt eine geringere Blattfläche. Da die potentielle Transpiration, T_{pot} , eng mit der Blattfläche verbunden ist (Allen *et al.*, 1994), verringert sich T_{pot} zumindest bis zu einem Blattflächenindex < 3 , proportional zur Blattfläche (Ritchie und Burnett, 1971). Obwohl auch die Assimilationsleistung eng mit der Blattfläche verknüpft ist (Campbell und Norman, 1998), muss eine verringerte Blattfläche nicht notwendigerweise zu einer Ertragsminderung führen. Bei zunehmender Trockenstressentwicklung kann es durch eine verringerte Transpiration zu einer zeitlichen Verschiebung des Wasserverbrauchs kommen. Dies kann zu einer besseren Wasserversorgung der Pflanzen in späteren Entwicklungsstadien führen und somit die Ausbildung generativer Ertragsorgane gewährleisten (Ludlow und Muchow, 1990). Auch Rawson und Turner (1982a) stellten bei Sonnenblumen trotz einer durch kurzzeitigen Trockenstress bedingten Reduzierung der Blattfläche keine Ertragseinbußen fest. Außerdem kann durch ein verstärktes Blattwachstum nach Wiederbewässerung eine Kompensation der während kurzzeitigem Trockenstress erfolgten Reduzierung der Blattfläche eintreten (Hoogenboom *et al.*, 1987b).

Tab. 2.1: Übersicht über mögliche Anpassungsreaktionen von Kulturpflanzen an eine limitierte Wasserversorgung

| Anpassungsreaktion | Beginn der Anpassung | Wirkungsgeschwindigkeit | Funktion |
|------------------------------------|----------------------|-------------------------|------------------------------------|
| Verminderung des Blattwachstums | früh | langsam | Transpiration verringern |
| Intensivierung des Wurzelwachstums | früh | langsam | Wasserversorgung verbessern |
| Stomataregulierung | spät | sehr schnell | Transpiration verringern |
| Osmotische Anpassung | mittel | schnell | Wachstumsleistung aufrechterhalten |

Eine weitere früh induzierte, aber erst langfristig wirksame Anpassungsreaktion besteht in der Verstärkung des Wurzelwachstums der Pflanzen. Hierbei kann es zu einer Erhöhung der Durchwurzelungsdichte oder der Durchwurzelungstiefe kommen, wodurch ein größeres Bodenvolumen und damit ein größeres Wasserreservoir er-

geschlossen werden (Hoogenboom *et al.*, 1987a; Klepper, 1990; Sharp und Davies, 1985).

Durch eine größere Durchwurzelungstiefe kann sich die Pflanze bei andauerndem Trockenstress den Wasservorrat tieferer Bodenschichten erschließen und ihre Wasserversorgung sichern (Huck *et al.*, 1983; Husain *et al.*, 1990; Ludlow und Muchow, 1990). Aber auch bei kurzfristig auftretendem hohen Wasserbedarf (hohe Transpirationsraten) ohne Wasserdefizit im Boden führt eine höhere Durchwurzelungsdichte zu einer besseren Wasserversorgung, da sie den Fließwiderstand im Boden verringert (Huck *et al.*, 1983; Kage, 1994). Über die Ertragsauswirkungen einer verstärkten Assimilatverwendung für das Wurzelwachstum lassen sich nur schwer Aussagen treffen, da sich bei Wassermangel auch andere die Assimilation betreffende Parameter verändern. Für Sorghum errechneten Ludlow und Muchow (1990) bei einem Tiefenzuwachs von 0.5 m mit einer Wurzellängendichte von 0.5 cm cm^{-3} einen Mehraufwand an Trockenmasse von 125 kg ha^{-1} zuzüglich der Respirationskosten, was einem Anteil von ca. 1,25 % der gesamten oberirdisch gebildeten Trockenmasse entsprach. Simulationsrechnungen für Sorghum und Weizen von Jordan *et al.* (1983) lassen in 10 von 30 simulierten Jahren einen Mehrertrag von > 20% durch eine tiefere Durchwurzelung erwarten.

Im Gegensatz zur Verminderung des Blattwachstums bzw. zur Intensivierung des Wurzelwachstums, die sich zeitverzögert auf den Wasser- und Assimilationshaushalt der Pflanze auswirken, kann durch eine Erhöhung des stomatären Widerstands kurzfristig der Austausch von Wasserdampf zwischen der Pflanze und der Atmosphäre verringert werden. Die gleichzeitige Behinderung der CO_2 -Diffusion vermindert aber auch die Assimilation (Henson *et al.*, 1989; Lopez *et al.*, 1988; McCree und Richardson, 1987; Schulze, 1986a; Schulze, 1986b; Schulze und Hall, 1982).

Eine Reaktionsmöglichkeit, die sich nicht negativ auf die Assimilation auswirkt, ist die Absenkung des osmotischen Potentials der Zellen durch die aktive Einlagerung von osmotisch aktiven Substanzen, osmotic adjustment, (McCree und Richardson, 1987; Westgate und Boyer, 1985). Der Vorteil, der sich aus einer osmotischen Anpassung für die Pflanze ergibt, liegt in einer längeren Aufrechterhaltung der Trockenmassebildung.

Eine zusammenfassende Übersicht über die Wechselwirkungen des Wasser- und Assimilathaushalts im System Boden-Pflanze sowie mögliche Anpassungsreaktionen sind in Abb. 2.1 dargestellt.

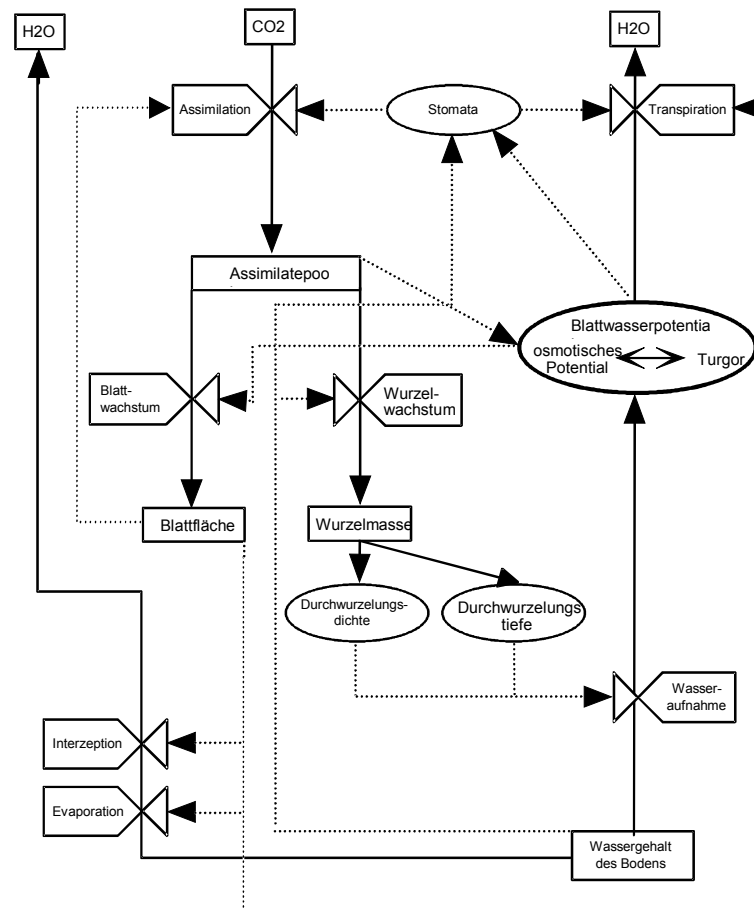


Abb. 2.1: Schematische Darstellung der Zusammenhänge zwischen Assimilat- und Wasserkreislauf in der Pflanze sowie über mögliche Anpassungsreaktionen

Durch das komplexe Reaktionsverhalten der Pflanzen, die häufig zeitgleich mit der Ausprägung von mehreren Anpassungsreaktionen auf Trockenstress reagieren, wobei sich die einzelnen Anpassungsreaktionen auch gegenseitig beeinflussen können (Schulze, 1986b), ist eine genaue Quantifizierung der Bedeutung einzelner Anpassungsreaktionen für den Ertrag und die Wasserversorgung der Pflanzen sehr schwer durchzuführen. Eine Hilfe zur Bewertung von Anpassungsreaktionen könnte daher die Anwendung von Simulationsmodellen bieten, welche die Zusammenhänge zwischen Wasserversorgung, Anpassungsreaktionen und Ertrag anhand von mathematischen Formulierungen quantifizieren können (Gary *et al.*, 1998; Ludlow und Muchow, 1990).

Für die Abbildung der Wasserbewegung im System Boden-Pflanze-Atmosphäre gibt es auf der Basis fundamentaler Prozessbeschreibungen recht zufriedenstellende mathematische Modelle (Braud *et al.*, 1995; Jensen *et al.*, 1993; Johnson *et al.*, 1991; Thornley, 1996), in welchen allerdings nur die kurzfristigen Anpassungsreaktionen (Stomataschluss) berücksichtigt werden. Für einige landwirtschaftliche Kulturen, wie zum Beispiel Sonnenblumen (Chapman *et al.*, 1993), Weizen (Teitinen *et al.*, 1994; van Keulen und Seligman, 1987), Sojabohnen (Jones und Ritchie, 1990) oder Mais (Grant, 1989), gibt es auch Kombinationen zwischen Wasserhaushalts- und Wachstumsmodellen, so dass auch mittel- und langfristige Auswirkungen einer limitierten Wasserversorgung auf den Ertrag berücksichtigt werden können.

Für gemüsebauliche Kulturen ist dem Autor allerdings trotz einer großen Anzahl von Modellansätzen zur Beschreibung des Wachstums oder des Ertrages im Bereich des Gartenbaus (Gary *et al.*, 1998; Marcelis *et al.*, 1998), kein Modell bekannt, das die Zusammenhänge zwischen Wasserversorgung und Ertragsbildung beschreibt.

Ziel dieser Arbeit ist es daher, in einem parallel durchgeführten Modellentwicklungs- und Versuchsprogramm am Beispiel Blumenkohl die Ertragsbildung einer gemüsebaulichen Kultur unter Einbeziehung von Anpassungsreaktionen an eine limitierte Wasserversorgung zu beschreiben. Hierzu wurden mehrere Gefäß- und Feldversuche mit differenzierter Wasserversorgung der Pflanzen durchgeführt (Kapitel 3). In den folgenden Kapiteln erfolgt die Darstellung der aufgetretenen Anpassungsreaktionen sowie die Vorstellung von Modellansätzen zu deren Beschreibung. Dabei wird zuerst die Bedeutung der Wasserversorgung für die Stomataregulierung quantifiziert (Kapitel 4). Der Einfluss von Trockenstress auf die Partitionierung der Trockenmasse und das Wurzelwachstum wird in Kapitel 5 behandelt. Innerhalb dieses Kapitels wird auch ein Modell zur Beschreibung des Wasserhaushalts von Blumenkohl vorgestellt. Die Auswirkungen der Wasserversorgung auf das Blattwachstum werden in Kapitel 6 beschrieben. Um die Bedeutung der Anpassungsreaktionen bewerten zu können, wird in Kapitel 7 ein Modell zur Trockenmasseproduktion von Blumenkohl, welches die Wasserversorgung der Pflanzen berücksichtigt, vorgestellt. Abschließend (Kapitel 8) wird die Bedeutung der Anpassungsreaktionen für die Ertragsbildung diskutiert.

3 Material und Methoden

3.1 Gefäßversuche

Versuchsaufbau

Im Frühjahr 1997 wurde in einer überdachten Vegetationshalle ein Groß- und ein Kleingefäßversuch, GG bzw. KG, mit unterschiedlichen Bewässerungsvarianten durchgeführt (Tab. 3.1). Es wurde Blumenkohl, *Brassica oleracea* convar. *botrytis* var. *botrytis* 'Fremont', verwendet. Die Pflanzung mit einer Pflanze je Gefäß erfolgte am 02. Mai.

Tab. 3.1: Details zum Versuchsaufbau der Gefäßversuche

| | Grossgefäßversuch (GG) | Kleingefäßversuch (KG) |
|----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|--------------------------------|
| Gefäßabmessungen [m] | Ø: 0.58 Höhe: 0.95 | Ø: 0.38 Höhe: 0.3 |
| Füllhöhe [m] | 0.87 | 0.25 |
| Trockenraumdichte [g cm⁻³] | 1.35 | |
| Füllvolumen [l] | 222 | 20.9 |
| Wiederholungen | 4 | 3 |
| Varianten | optimal GG W1 moderat GG W2 intermittiert GG W3 extrem GG W4 | optimal KG W1 moderat KG W2 |
| Pflanzenzahl je Versuchsglied | 1 | 7 |
| Gefäßabstand [m] | 1.0 | 0.4 bis 0.7 |

Die Gefäße beider Versuche wurden mit einer Trockenraumdichte von 1.35 g cm⁻³ mit schwach tonigem Schluff aus Löss (Ut2, 1% C) gefüllt. Im Großgefäßversuch erfolgte die Zufuhr des K-, P-, und Mg-Bedarfs sowie die Aufdüngung auf 9.4 g N/Gefäß durch die Beimengung eines Mehrnährstoffdüngers (Flory 9: N 15, 7 P₂O₅, K₂O 22, MgO 6) in die obersten 0.3 m. Die ausreichende Nährstoffversorgung der Pflanzen des Kleingefäßversuchs wurde durch eine 1x wöchentlich erfolgte Gabe des Mehrnährstoffdüngers (5g/Pflanze) gewährleistet. Zur Reduktion der Evaporation wurde die Bodenoberfläche der Gefäße mit einer 0.05 bzw. 0.03 m mächtigen Quarzsplittschicht bedeckt. Die Grossgefäße befanden sich auf Kufenpaletten aus Kunststoff (0.80x1.20x1.00 m), welche auf 0.4 m hohen

Steinpodesten standen. Der Gefäßabstand betrug ca. 1 m. Der Gefäßabstand innerhalb des Kleingefäßversuchs betrug zwischen 0.4 m zur Pflanzung und 0.7 m während der letzten Vegetationswoche.

Aufgrund der Gefäßgrößen mussten für die gleichlautenden Varianten der beiden Versuche unterschiedliche Bewässerungsstrategien angewendet werden. Im Großgefäßversuch wurden vier Bewässerungsvarianten untersucht, wobei die Kulturdauer in drei Bewässerungsphasen unterteilt war (Tab. 3.2). Neben einer optimal bewässerten Kontrollvariante, GG W1, wurden drei sich im Trockenstressausmaß und –zeitpunkt unterscheidende Varianten gewählt, um den möglichen Einfluss dieser Faktoren auf die Anpassungsreaktionen zu erfassen. Vor Versuchsbeginn wurden, mit Ausnahme der intermittiert gestressten Variante, alle Gefäße auf ca. 90% der Gefäßkapazität, welche anhand einer in Vorversuchen erstellten pF-Kurve berechnet wurde, aufgewässert. Damit befanden sich zu Versuchsbeginn insgesamt ca. 60 l Wasser, davon ca. 38 l pflanzenverfügbar, im einzelnen Gefäß. Das entsprach einer mittleren Bodenwasserspannung von ca. -10 kPa. Die Gefäße der intermittiert gestressten Variante, GG W3, wurden nur auf ca. 75% Gefäßkapazität aufgewässert, um sicherzustellen, dass während der 2. Bewässerungsphase Trockenstress auftrat. Bei der optimal bewässerten Kontrollvariante erfolgte die Bewässerung, wenn die Bodenwasserspannung in 0.3 m Tiefe -20 kPa unterschritt. In der ersten Bewässerungsphase von der Pflanzung bis zum 20. Tag nach Pflanzung, TNP, wurden, um ein gutes Anwachsen der Pflanzen zu gewährleisten, alle Varianten optimal bewässert. Ab der zweiten Bewässerungsphase wurden bei der moderat gestressten Variante, GG W2, die gegebenen Wassermengen gegenüber der Kontrolle auf die Hälfte reduziert. Die Pflanzen der intermittiert gestressten Variante wurden während der 2. Bewässerungsphase nicht bewässert. In der 3. Phase erfolgte die Bewässerung wieder wie bei der Kontrolle. Die extrem gestresste Variante, GG W4, erhielt während der 2. und 3. Bewässerungsphase keine Wassergaben. Die Höhe der Einzelgaben richteten sich nach den durchschnittlich transpirierten Wassermengen der Kontrollvarianten. Je Bewässerungsvorgang wurden zwischen zwei und acht Liter je Gefäß gegeben. Die Bewässerung war für alle Pflanzen einer Variante einheitlich. Die gegebenen Wassermengen je Bewässerungsphase sind in Tab. 3.2 dargestellt.

Im Kleingefäßversuch wurden zwei Bewässerungsvarianten untersucht. Die Kleingefäße der Variante KG W1 wurden während der gesamten Kulturdauer jeden Morgen soweit aufgefüllt, dass ihr Bodenwasserpotential -10 kPa betrug. Bei den Klein-

gefäßten der moderat gestressten Variante, KG W2, wurde der Bodenwasservorrat ab dem 21. TNP nur noch soweit aufgefüllt, dass ihr Bodenwasserpotential -80 kPa betrug. Bis zum 31. TNP erfolgte die Bewässerung der Pflanzen innerhalb der einzelnen Varianten einheitlich, indem aus den Daten der einzelnen Pflanzen eine mittlere Bewässerungsmenge für die Variante berechnet wurde. Anschliessend wurde die Bewässerungsmenge für jede Pflanze separat berechnet. Die Bewässerung erfolgte gegen 08:00 h MESZ. Ab dem 32. TNP wurde der Bewässerungsvorgang an Tagen mit hohem potentiellen Transpirationsanspruch gegen 11:00h MESZ wiederholt. Die Bewässerung erfolgte stets durch manuelles Gießen der Pflanzen. Die gegebenen Wassermengen je Variante sind in Tab. 3.2 aufgeführt.

Tab. 3.2: Übersicht der im Großgefäßversuch, GG, und Kleingefäßversuch, KG, gegebenen Bewässerungsmengen in Abhängigkeit von der Zeit (Tage nach Pflanzung, TNP)

| | Varianten | Bewässerungsmengen [l·Pflanze] | | |
|----|-------------------------------|--------------------------------|-----------------------------|------------------------------|
| | | Phase I bis 20. TNP | Phase II 21. bis 42. TNP | Phase III 43. bis 68. TNP |
| GG | optimal (W1) | 7.5 | 24 | 92 |
| | moderater Stress (W2) | 7.5 | 12 | 46 |
| | intermittierender Stress (W3) | 7.5 | - | 92 |
| | extremer Stress (W4) | 7.5 | - | - |
| KG | optimal (W1) | 3 | 93 | |
| | moderater Stress (W2) | 3 | 45 | |

Messgrößen

Eine Übersicht der erfassten Messgrößen sowie über ihre zeitliche Erfassung ist in Tab. 3.3 dargestellt.

Die Witterungsgrößen Globalstrahlung, R_G , relative Luftfeuchte, rF , sowie die Lufttemperatur, Temp, wurden mit einer neben der Vegetationshalle installierten Wetterstation in stündlicher Auflösung erfasst.

Tab. 3.3: Übersicht der in den Gefäßversuchen erfassten Messgrößen und Messintervalle bzw. –termine (Tage nach Pflanzung, TNP)

| | Großgefäßversuch (GG) | Kleingefäßversuch (KG) |
|----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|
| Witterungsgrößen | stündlich | stündlich |
| Transpiration | 1- bis 3-tägig | 1- bis 3-tägig |
| Bodenwasserpotential | 1- bis 3-tägig | 1- bis 3-tägig |
| Trockenmassen | 68. | 19., 31., 40., 47., 53., 60., 66. |
| Blattflächen destruktiv nicht destruktiv | 68 2x wöchentlich | 19., 31., 40., 47., 53., 60., 66. |
| Wurzelwachstum Minirhizotronmethode Wurzelkerne | 1x wöchentlich 68. | - - |
| Blattwasserpotential | 27., 33., 42., 45., 49., 52., 55., 61. | - |
| Stomatäre Widerstände | 21., 24., 26., 27., 28., 32., 34., 40., 42., 45., 47., 49., 52., 55., 59., 61. | - |
| Gaswechsel der Blätter | 35., 39., 42., 45., 47., 49., 52., 55., 61. | - |

Die Transpiration der Pflanzen, T_{akt} , wurde durch eine alle ein bis drei Tage erfolgende Wägung der Gefäße erfasst. Hierzu wurde eine auf einen Handhubwagen montierte Waage (IS600, Sartorius AG, Göttingen, BRD, Messgenauigkeit: 20 g) verwendet. Die Messungen erfolgten zwischen 5:30h und 8:00h MESZ. Die Transpiration ergab sich aus der Gewichts Differenz zwischen den einzelnen Wägungen.

Die Erfassung des Bodenwasserpotentials, Ψ_B , erfolgte im Großgefäßversuch durch Einstichtensiometer bzw. bei je einem Gefäß pro Variante durch Druckaufnehmer-tensiometer (LCI 10502, UP GmbH, Osnabrück, BRD). Die Tensiometer befanden sich in 0.30, 0.55 und 0.75 m Tiefe. Es wurden zusätzlich zu den Tensiometern in den Tiefen 0.15, 0.30, 0.55 und 0.75 m TDR-Wellenleiter (Trase, Soilmoisture Equipment Corp., Santa Barbara, U.S.A.) horizontal eingebaut, mittels derer alle ein bis drei Tage die volumetrischen Wassergehalte, θ , bestimmt wurden. Die volumetrischen Wassergehalte wurden anhand einer pF-Kurve in Bodenwasserpotentiale umgerechnet. Im Kleingefäßversuch wurden die

gravimetrischen Wassergehalte über Wägung ermittelt. Die gravimetrischen Wassergehalte wurden erst in volumetrische Wassergehalte und dann mittels der pF-Kurve in Bodenwasserpotentiale umgerechnet.

Zur Bestimmung der Trockenmassen wurden die Pflanzen in die funktionalen Unter-einheiten Blätter (seneszent und turgeszent), Strunk und Kopf unterteilt. Die Blätter wurden dabei nach der zeitlichen Abfolge ihres Erscheinens zu dritt in Gruppen zusammengefasst. Die Blattflächen wurden für jedes Blatt getrennt bestimmt (Blattflächenmeßgerät Li-3100, Licor Inc., Lincoln, USA).

Im Großgefäßversuch wurden zusätzlich zweimal pro Woche die Länge und die Breite der einzelnen Blätter, $BL_{[i]}$ bzw. $BB_{[i]}$, gemessen und nachträglich über eine aus den Daten der destruktiven Blattflächenbestimmung beider Versuche ermittelten Eichfunktion die Blattflächen, $BF_{[i]}$, errechnet:

$$BF_{[i]} = 0.000062 \cdot (BL_{[i]} \cdot BB_{[i]})^2 + 0.711 \cdot (BL_{[i]} \cdot BB_{[i]}) , \quad r^2 = 0.98, \quad n = 1072 \quad (3.1)$$

Ferner wurde im Grossgefäßversuch am 58., 60., 61., 63., 65., 66. TNP der Kopfdurchmesser, KD, gemessen, welcher anhand der Daten der destruktiven Messungen beider Versuche abgeleiteten Beziehung in Kopftrockenmassen, TM_{gen} , umgerechnet wurde:

$$TM_{gen} = 26.75 \cdot KD^{0.422} \quad r^2 = 0.98 \quad n = 40 \quad (3.2)$$

Das Wurzelwachstum wurde nur im Großgefäßversuch erfasst. Während der Kulturzeit erfolgte die Erfassung mit der Minirhizotronmethode. Hierzu wurden drei Röhren je Gefäß (Tiefenbereiche 0.10 - 0.40, 0.30 - 0.65 und 0.55 - 0.80 m) seitwärts in die Gefäße eingelassen. Zur Beobachtung des Wurzelwachstums wurde mit einem Endoskop (Technoskop, Fa. Wolf, Knittlingen, BRD) und einem Lichtprojektor (Typ 4024, Fa. Wolf, Knittlingen, BRD) einmal pro Woche die Wurzelentwicklung erfasst. Die Erfassung des Wurzelwachstums wurde in 0.05 m Schritten in zwei Blickrichtungen, jeweils 45° rechts und links zur Horizontalen, durchgeführt, wobei das Boniturschema von Maertens (1987) verwendet wurde. Bei der Auswertung erfolgte eine Zusammenfassung der einzelnen Boniturwerte auf 0.1 m mächtige Bodenschichten. Am Kulturende, 09. Juli (68. TNP), wurden die Pfahlwurzeln der Pflanzen bis zu einer Tiefe von 0.2 m ausgegraben, der anhaftende Boden durch Auswaschen entfernt und die Trockenmassen bestimmt. Ferner wurden je Gefäß mit einem Wurzelbohrer (Ø 80 mm, Fa. Eijkelkamp, Giesbeek, NL) bis in eine Tiefe von 0.8 m jeweils zwei

0.1 m mächtige Bohrkerne entnommen. Aus diesen wurden die Wurzeln ausgewaschen und nach der Schnittpunkt-Methode (Tennant, 1975) die Gesamtwurzellänge und die Wurzellängendichte je Bodenschicht bestimmt.

Die stomatären Widerstände wurden mittels eines Porometers (Li-1600, Licor Inc, Lincoln, USA) je Pflanze an mehreren Blättern unterschiedlichen Alters erfasst. Die Messungen erfolgten in der Mittagszeit (12:00h und 14:00h MESZ). Der mittlere stomatäre Widerstand (r_s) ist der Mittelwert der stomatären Widerstände der einzelnen Blätter der Pflanzen.

Zur Charakterisierung des Wasserstatus der Pflanzen wurde das Blattwasserpotential, Ψ_{BL} , das osmotische Potential, Ψ_{osmo} , und der relative Wassergehalt, RWG, der jeweils jüngsten vollentfalteten Blätter bestimmt. Die Messungen erfolgten parallel zu den Porometermessungen ebenfalls in der Mittagszeit (12:00h und 14:00h MESZ). Hierzu wurden mit einem Korkbohrer Blattscheiben (\varnothing 8 mm) ausgestanzt und unmittelbar in Psychrometer (C52, Wescor Inc., Logan, USA) eingeschlossen. Nach 240 Minuten erfolgte die Messung des Blattwasserpotentials, wobei die Psychrometer über einen Datenlogger (CR7, Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK) im Psychrometermodus betrieben wurden. Die Kühldauer betrug 3-12 Sekunden. Zur Bestimmung des osmotischen Potentials wurden mit einem Korkbohrer Blattscheiben (\varnothing 8 mm) ausgestanzt, in Aluminiumfolie eingewickelt und sofort nach der Probenahme in flüssigem Stickstoff tiefgefroren. Die Bestimmung des Wasserpotentials, Ψ_{BLtot} , der Proben erfolgte ebenfalls durch Psychrometer. Die Gleichgewichtszeit betrug 1 h und die Kühldauer zwischen 8-12 Sekunden. Das osmotische Potential wurde folgendermaßen berechnet:

$$\Psi_{osmo} = \frac{\Psi_{BLtot} \cdot RWG}{100} \quad (3.3)$$

Zur Bestimmung der relativen Wassergehalte der jüngsten vollentfalteten Blätter wurde mit einem Korkbohrer ein Blattstück (\varnothing 16 mm) ausgestanzt und in Plastikfolie eingehüllt. Die Feststellung des Frischgewichtes, FM, erfolgte durch Wägung im Labor. Die Zeitdauer zwischen Probenahme und Wägung betrug maximal 10 Minuten. Anschließend wurden die Blattscheiben in destilliertem Wasser aufgesättigt und nach 240 Minuten erneut gewogen, FM_{Sätt}. Zur Bestimmung der Trockenmasse, TM, wurden die Proben bis zur Gewichtskonstanz bei 105°C getrocknet. Der relative

Wassergehalt wurde aus den gewonnenen Gewichten nach folgender Formel errechnet:

$$\text{RWG} = \frac{\text{FM} - \text{TM}}{\text{FM}_{\text{Satt}} - \text{TM}} \cdot 100 \quad (3.4)$$

Die Gaswechsellmessungen der Blätter wurden mit einem portablen Gaswechselmessgerät (Ciras II 10 cm² Messküvette, Fa. Parkinson, Hitchin, UK) durchgeführt. Die Messungen erfolgten je Pflanze an mehreren Blättern unterschiedlichen Alters zwischen 11:00h und 14:00h MESZ. Um kurzfristige Schwankungen der photosynthetisch aktiven Strahlung, PAR, während der Messungen auszugleichen, wurden die Messungen mit einer Zusatzbeleuchtung für die Messküvette durchgeführt, wobei die eingestellte Strahlungsintensität der durchschnittlichen PAR während des Messzeitraumes entsprach. Die CO₂-Konzentration in der Messküvette lag zwischen 340-360 ppm.

Zur Erfassung der Verteilung der Transpiration über den Tag wurde an vier Terminen (40., 46., 48. und 54. TNP) jeweils ein Gefäß je Variante zwischen 7:00h und 19:00h MESZ in zweistündigem Abstand gewogen. Parallel zu den Wägungen wurden die Bodenwasserpotentiale, die volumetrischen Bodenwassergehalte und die stomatären Widerstände erfasst. Ferner wurden um 7:00h, 11:00h, 13:00h, 15:00h und 19:00h die Blattwasserpotentiale des jüngsten voll entfalteten Blattes bestimmt. Die Messungen der einzelnen Parameter erfolgten in der oben beschriebenen Weise.

Abgeleitete Messgrößen

Die Tagesmitteltemperatur, Temp, ist der Mittelwert der gemessenen Lufttemperaturen eines Tages.

Die für die Pflanzen relevante photosynthetisch aktive Strahlung, PAR, (Abb. 3.1) wurde unter Berücksichtigung der Strahlungsdurchlässigkeit der Vegetationshalle nach Szeicz (1974) berechnet:

$$\text{PAR} = R_{\text{G}} \cdot 0.5 \cdot (1 - 0.333) \quad (3.5)$$

Das Sättigungsdefizit der Luft, SD, wurde in stündlicher Auflösung nach Smith (1992) errechnet. Das mittlere Sättigungsdefizit eines Tages, SD_{ave}, (Abb. 3.1) ist der Mittelwert aus den stündlich errechneten Sättigungsdefiziten eines Tages.

Die der Modellierung der Entwicklungsprozesse zugrunde liegenden Temperatursummen a) Temperatursumme nach Pflanzung, TS , und b) Temperatursumme nach Beendigung der Vernalisation, TS_{NV} , werden mit folgender Gleichung berechnet:

$$TS = (Temp - Temp_b) \quad (3.6)$$

wobei $Temp_b$ der Basistemperatur mit dem Wert 0°C entspricht.

Zur Berechnung der aktuellen Transpirationsrate je Blattflächeneinheit (spezifische Transpiration), T_{aktBF} [$\text{ml}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$], wurde zwischen den gemessenen Blattflächen linear interpoliert und die aktuelle Transpiration, T_{akt} , durch die jeweilige turgeszente Blattfläche der Pflanzen geteilt. Als Maß für die bei ausreichender Wasserversorgung mögliche Transpirationsleistung der Blumenkohlpflanzen, T_{potBF} [$\text{ml}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$], wird die spezifische Transpirationsrate der optimal bewässerten Variante des Großgefäßversuchs verwendet ($T_{potBF}=T_{aktBF}$ von GG W1). Die Verwendung der spezifischen Transpirationsrate anstelle der aktuellen Transpirationsrate erfolgte aufgrund der Tatsache, dass die potentielle Transpirationsrate einer Pflanze neben der Wasserversorgung auch entscheidend von ihrer Blattfläche abhängt und es bedingt durch die differenzierte Bewässerung und den langen Versuchszeitraum zu einer unterschiedlichen Blattflächenentwicklung der Varianten gekommen ist. Die relative Transpirationsrate, T_{rel} [-], welche das Verhältnis von aktueller zu potentieller Transpirationsrate kennzeichnet, ergibt sich daher in den Gefäßversuchen aus der spezifischen Transpiration der einzelnen Varianten dividiert durch die spezifische Transpiration der optimal bewässerten Variante des Großgefäßversuchs.

Ferner wurde aus den in den Gaswechsellmessungen erfassten Größen aktuelle Nettoassimilationsrate, A_{inst} , und aktuelle Transpirationsrate, T_{inst} , die aktuelle Transpirationsnutzungseffizienz, TUE_{inst} , berechnet. Die relative aktuelle Transpirationsnutzungseffizienz, $T_{instrel}$, ist das Verhältnis der aktuellen Transpirationsnutzungseffizienz der gestressten Pflanzen des Großgefäßversuchs dividiert durch die aktuelle Transpirationsnutzungseffizienz der optimal bewässerten Pflanzen des Großgefäßversuchs.

Zur Charakterisierung der Wasserversorgung der Pflanzen wurde in beiden Versuchen das mittlere Bodenwasserpotential im Wurzelraum, Ψ_{WR} , berechnet. Im Großgefäßversuch ergab es sich aus den Bodenwasserpotentialen der durchwurzelter Bodenschichten. Dabei wurden bei der intermittiert gestressten Variante ab dem

Wiedereinsetzen der Bewässerung (43. TNP) zur Berechnung von Ψ_{WR} nur die beiden oberen Bodenschichten berücksichtigt, da sich aus den Wassergehaltsänderungen der einzelnen Schichten ableiten ließ, dass mehr als 95% des aufgenommenen Wassers aus diesen beiden Bodenschichten stammte. Das mittlere Bodenwasserpotential im Wurzelraum der Kleingefäße ist der Mittelwert aus dem am Morgen durch Aufwässerung eingestellten Zielbodenwasserpotential (-10 bzw. -80 kPa) und dem am darauffolgenden Morgen aus der Wägung errechneten Bodenwasserpotential.

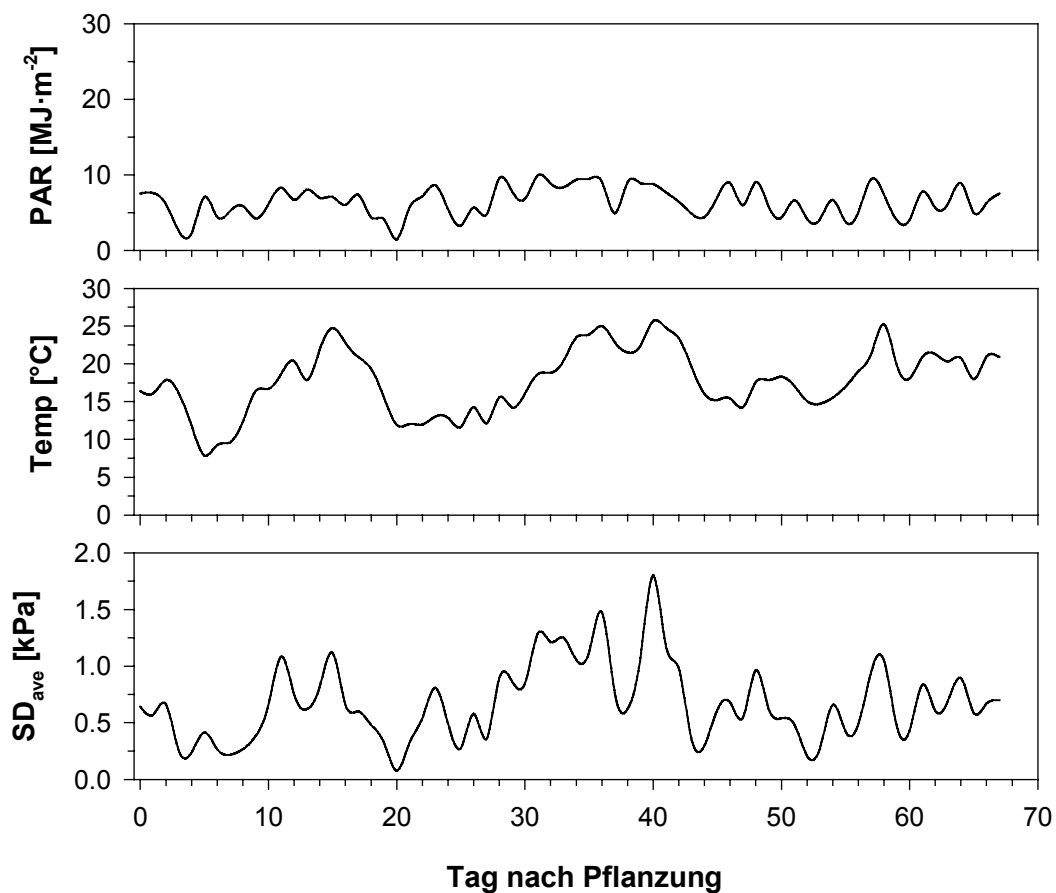


Abb. 3.1: Zeitlicher Verlauf der photosynthetisch aktiven Strahlung, PAR, der Tagesmitteltemperatur, Temp, und des mittleren Sättigungsdefizits, SD_{ave}, während der Kulturdauer der Gefäßversuche

3.2 Feldversuche

Allgemeines

Im Sommer 1995, 1996 und 1997 wurden Feldversuche, FV95, FV96 bzw. FV97 mit verschiedenen Bewässerungsstufen (Tab. 3.4) in vierfacher Wiederholung durchgeführt. Die Versuche wurden auf dem Versuchsfeld Herrenhausen des Instituts für Gemüsebau der Universität Hannover (52.2°n. Breite, 9.4° ö. Länge, 54 m ü. NN) durchgeführt. Der Boden des Standortes ist ein Hortisol aus schwach lehmigem Sand (SI2) mit einem 25 cm mächtigen, humusreichen (h4) Ap-Horizont über einem stark anthropogen überprägten Unterboden. Die Feldkapazität beträgt 21 Vol%, die nutzbare Feldkapazität 13 Vol% und die maximale Durchwurzelungstiefe ca. 1.2 m.

Es wurde Blumenkohl der Sorte Fremont verwendet. Die Jungpflanzenanzucht erfolgte im Gewächshaus bei 15°C/10°C (Tag/Nacht), Lüftungstemperatur 18°C. Prophylaktisch wurden die Pflanzen kurz vor der Pflanzung mit Molybdänsulfat (0.5 [g·m⁻²]) und direkt nach der Pflanzung mit Clorfenvinphos (0.1 g·Pflanze⁻¹) behandelt sowie die Versuchsfläche mit Vogelschutznetzen abgedeckt. Die Düngung erfolgte in Anlehnung an das KNS-System (Lorenz *et al.*, 1989), die Unkrautbekämpfung mittels Kalkstickstoff und Handhacke. Pflanzenschutzanwendungen erfolgten nach Bedarf.

Tab. 3.4: Allgemeine Versuchsdaten der Feldversuche 1995-97, FV95, FV96 und FV97

| | FV95 | FV96 | FV97 |
|-----------------------------------------------|----------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|
| Pflanzdatum | 27. Juni | 27. Juni | 09. Juli |
| Pflanzgewicht [g·Pflanze⁻¹] | 0.24 | 0.35 | 0.38 |
| Pflanzabstand [m] | 0.5 x 0.5 | 0.5 x 0.6 | 0.5 x 0.6 |
| Bestandesdichte [m⁻²] | 4 | 3.33 | 3.33 |
| Bewässerungsvarianten | optimal (W1) keine (W2) | optimal (W1) reduziert (W2) keine (W3) | optimal (W1) reduziert (W2) keine (W3) |

Bei den optimal bewässerten Varianten erfolgte die Bewässerung wenn die Bodenwasserspannung in 0,4 m Tiefe -30 kPa unterschritt. Bei der reduziert bewässerten Variante lag dieser Schwellenwert bei -60 kPa. Die Varianten W3 erhielten, um ein

gutes Anwachsen zu gewährleisten, kurz nach der Pflanzung eine Bewässerungsgabe und wurden danach nicht mehr bewässert.

Die Bewässerung erfolgte mit Hilfe eines automatisch gesteuerten Regenwagens (Fa. Gierharke, Gütersloh, BRD). Dieser war 1995 mit Flachstrahldüsen (LU 120-03, Fa. Lechler, Fellbach) 1996 und 1997 mit Fünflochdüsen (FL 500; 1.5 mm Dosierblende, Fa. Lechler, Fellbach) bestückt, die untereinander einen Abstand von 0.5 m hatten und sich 1.0 m über dem Bestand befanden. Je Beregnungsvorgang wurden zwischen 5 und 20 mm mit einer Intensität von ca. 10 mm/h ausgebracht. Die einzelnen Beregnungstermine und -mengen sind in Tab. 3.5 – 3.7 aufgeführt.

Erfasste Messgrößen

Eine am Versuchsstandort installierte Wetterstation erfasste in stündlicher Auflösung die Globalstrahlung, die relative Luftfeuchte, die Windgeschwindigkeit, v_w , sowie die Lufttemperatur. Die Tagesmitteltemperaturen, Temp, während der Versuchsdauer sind in Abb. 3.2 dargestellt.

Die Bodenwassergehalte wurden 1995 und 1996 gravimetrisch bestimmt. Die gravimetrische Bestimmung wurde in der Regel wöchentlich durchgeführt (Tab. 3.8), wobei je Parzelle drei Probenahmen mit einem Pürckhauer-Bohrstock bis in eine Tiefe von 0.80 m 1995 bzw. 1.0 m 1996 erfolgten. Durch Trocknung bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz wurde der gravimetrische Wassergehalt je 0.1 m Bodenschicht bestimmt. Unter Berücksichtigung der mittleren Bodendichte je 0.1 m Bodenschicht, welche aus Vorversuchen (Kochler 1995, unveröffentlichte Daten) bekannt waren, wurden die volumetrischen Wassergehalte errechnet. 1997 wurden die Bodenwassergehalte mittels TDR-Sonden gemessen. Zur Bestimmung der volumetrischen Bodenwassergehalte wurden je Parzelle 0.2 m lange TDR-Sonden (Trase, Soil-moisture Equipment Corp., Santa Barbara, U.S.A.) in 0.0, 0.2, 0.4, 0.6 und 0.8 m Tiefe vertikal im Bodenprofil eingebaut und mit diesen wöchentlich die volumetrischen Wassergehalte gemessen. Die volumetrischen Wassergehalte wurden anhand von tiefenspezifischen pF-Kurven in Bodenwasserspannungen umgerechnet. In allen Versuchsjahren befanden sich in jeder Parzelle zusätzlich zwei Einstichtensiometer in 0.2, 0.4, 0.6, und 0.8 m Tiefe. Die Messungen der Bodenwasserspannungen erfolgten ein- bis zweimal pro Woche.

Tab. 3.5: Berechnungstermine und –mengen des Feldversuchs 1995

| Termin | | Bewässerungsmenge [mm] | |
|---------------|-----|------------------------|----------------------|
| Datum | TNP | optimal bewässert (W1) | nicht bewässert (W3) |
| 27. Juni | 0 | 5 | 5 |
| 28. Juni | 1 | 5 | 5 |
| 29. Juni | 2 | 7.5 | 7.5 |
| 30. Juni | 3 | 5 | 5 |
| 01. Juli | 4 | 5 | - |
| 06. Juli | 9 | 5 | 5 |
| 22. Juli | 25 | 5 | - |
| 27. Juli | 30 | 5 | - |
| 28. Juli | 31 | 5 | - |
| 30. Juli | 34 | 10 | 5 |
| 31. Juli | 35 | 5 | 5 |
| 02. August | 37 | 10 | - |
| 05. August | 40 | 10 | - |
| 07. August | 42 | 10 | - |
| 10. August | 45 | 5 | - |
| 13. August | 48 | 10 | - |
| 16. August | 51 | 10 | - |
| 21. August | 56 | 20 | - |
| 24. August | 59 | 5 | - |
| gesamt | | 142.5 | 37.5 |

Tab. 3.6: Berechnungstermine und –mengen des Feldversuchs 1996

| Termin | | Bewässerungsmenge [mm] | | |
|---------------|-----|------------------------|--------------------------|----------------------|
| Datum | TNP | optimal bewässert (W1) | reduziert bewässert (W2) | nicht bewässert (W3) |
| 19. Juli | 22 | 8 | 4 | - |
| 5. August | 39 | 7 | 7 | - |
| 6. August | 40 | 7 | 7 | - |
| 8. August | 42 | 7 | - | - |
| 9. August | 43 | 14 | 14 | - |
| 11. August | 45 | 7 | - | - |
| 21. August | 55 | 14 | - | - |
| 26. August | 60 | 14 | - | - |
| gesamt | | 78 | 32 | 0 |

Tab. 3.7: Berechnungstermine und –mengen des Feldversuchs 1997

| Termin | | Bewässerungsmenge [mm] | | |
|---------------|-----|---------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| Datum | TNP | optimal bewässert (W1) | reduziert bewässert (W2) | nicht bewässert (W3) |
| 09. Juli | | 7 | 7 | 7 |
| 10. Juli | 1 | 7 | 7 | 7 |
| 11. Juli | 2 | 14 | 14 | 14 |
| 14. Juli | 4 | 10 | 10 | 10 |
| 08. August | 29 | 7 | - | - |
| 11. August | 32 | 7 | - | - |
| 12. August | 33 | 7 | - | - |
| 15. August | 36 | 7 | - | - |
| 23. August | 44 | 7 | - | - |
| 4. September | 56 | 7 | 7 | - |
| 10. September | 62 | 7 | 7 | - |
| gesamt | | 94 | 52 | 38 |

Bei den Ernten wurden die Pflanzen in die funktionalen Untereinheiten senescente Blätter (soweit vorhanden), turgescente Blätter, Strunk und Kopf unterteilt, für die jeweils die Trockenmassen ermittelt wurden. Ferner wurden die Gesamtblattzahl, die Blattfläche der turgeszenten Blätter (Blattflächenmessgerät Li-3100, Licor inc., Lincoln, USA) sowie der Kopfdurchmesser erfasst. Die Frischmasse, die Gesamtblattzahl und der Kopfdurchmesser wurde für jede Pflanze einzeln erfasst. Der Wassergehalt, die Trockenmasse und die Blattfläche der turgeszenten Blätter wurden anhand von Aliquoten aus den Pflanzen für die ganze Parzelle ermittelt. 1995 wurden durchgehend sechs Pflanzen je Parzelle, 1996 bei den Zwischenernten 6 und bei der Endernte 12 Pflanzen je Parzelle und 1997 zu den ersten beiden Zeiternten 6 Pflanzen je Wiederholung, bei der 3. Zeiternte 6 Pflanzen und bei der Endernte 12 Pflanzen je Parzelle ausgewertet.

Das Wurzelwachstum wurde nur im Versuchsjahr 1996, FV96, erfasst. Während der Kulturzeit erfolgte dies mittels der Minirhizotronmethode. Hierzu wurden je Parzelle zwei transparente Plexiglasröhren in einem Winkel von 30° zur Vertikalen eingebaut. Eine Röhre wurde im Reihensbereich, die andere im Zwischenreihensbereich eingebaut. Die Beobachtung des Wurzelwachstums erfolgte ab dem 02. August (35. Tag nach Pflanzung, DAP) einmal pro Woche (Tab. 3.8) mit der schon bei den Gefäßversuchen beschriebenen Methode (siehe oben). Am Kulturende (62. DAP) wurden in einem Abstand von 0.2 m neben jeder Plexiglasröhre mit einem Wurzelbohrer

(Ø 80 mm; Fa. Eijkelkamp, Giesbeek, NL) bis in eine Tiefe von 1.0 m 0.1 m mächtige Bohrkerne entnommen. Aus diesen wurden die Wurzeln ausgewaschen und nach der Schnittpunkt-Methode (Tennant, 1975) die Wurzellängendichte je Bodenschicht bestimmt. Die gemessenen Boniturwerte (sc) ab einer Tiefe von 0.3 m wurden anhand einer Beziehung, welche aus den gemessenen Wurzellängendichten und den am Tag zuvor erhobenen Boniturdaten dieser Schicht in Anlehnung an Kage *et al.* (2000b) erstellt wurde, in mittlere Wurzellängendichten je Bodenschicht (WLD) umgerechnet (Gl. 3.7). Die Parameter und das Bestimmtheitsmaß der Umrechnungsfunktionen für die einzelnen Varianten sind $f1_{WLD}$: 3.02(±0.739), 2.18(±0.480), 5.40(±0.776); $f2_{WLD}$: -3.24(±1.594), -4.59(±2.37), -2.68(±0.573); $r^2=0.93$, $r^2=0.71$, $r^2=0.99$, jeweils in der Reihenfolge W1, W2 bzw. W3. Die Anzahl der Datenpunkte betrug für jede Variante 6.

$$WLD = \ln\left(\frac{1 - sc}{f1_{WLD}}\right) / f2_{WLD} \quad (3.7)$$

Tab. 3.8 Übersicht der in den Feldversuchen erfassten Messgrößen und Messintervalle bzw. -termine (TNP)

| | FV95 | FV96 | FV97 |
|----------------------------------------------------------------|--------------------|--------------------------------|--------------------|
| Witterungsgrößen | stündlich | stündlich | stündlich |
| Bodenwasserpotential | wöchentlich | wöchentlich | wöchentlich |
| Trockenmassen und Blattflächen | 24., 38., 51., 77. | 19., 41., 54., 62. | 16., 31., 50., 68. |
| Wurzelwachstum Minirhizotronmethode Wurzelkerne | | 36., 43., 49., 56., 61. 62. | |

*Tag nach Pflanzung

Abgeleitete Messgrößen

Anhand der erfassten Witterungsgrößen wurden die Größen SD, SD_{ave} und PAR genau wie bei den Gefäßversuchen berechnet. Die Nettostrahlung (R_n) wurde anhand einer empirisch abgeleiteten Formel (Kage 1995, persönliche Mitteilung) berechnet:

$$R_n = 0.6494 * R_g - 18.417 \quad (3.8)$$

Die wichtigsten Witterungsdaten der Versuchsjahre sind in Abb. 3.2 dargestellt. Die Temperatursummen wurden wie in den Gefäßversuchen berechnet (Gl. 3.6).

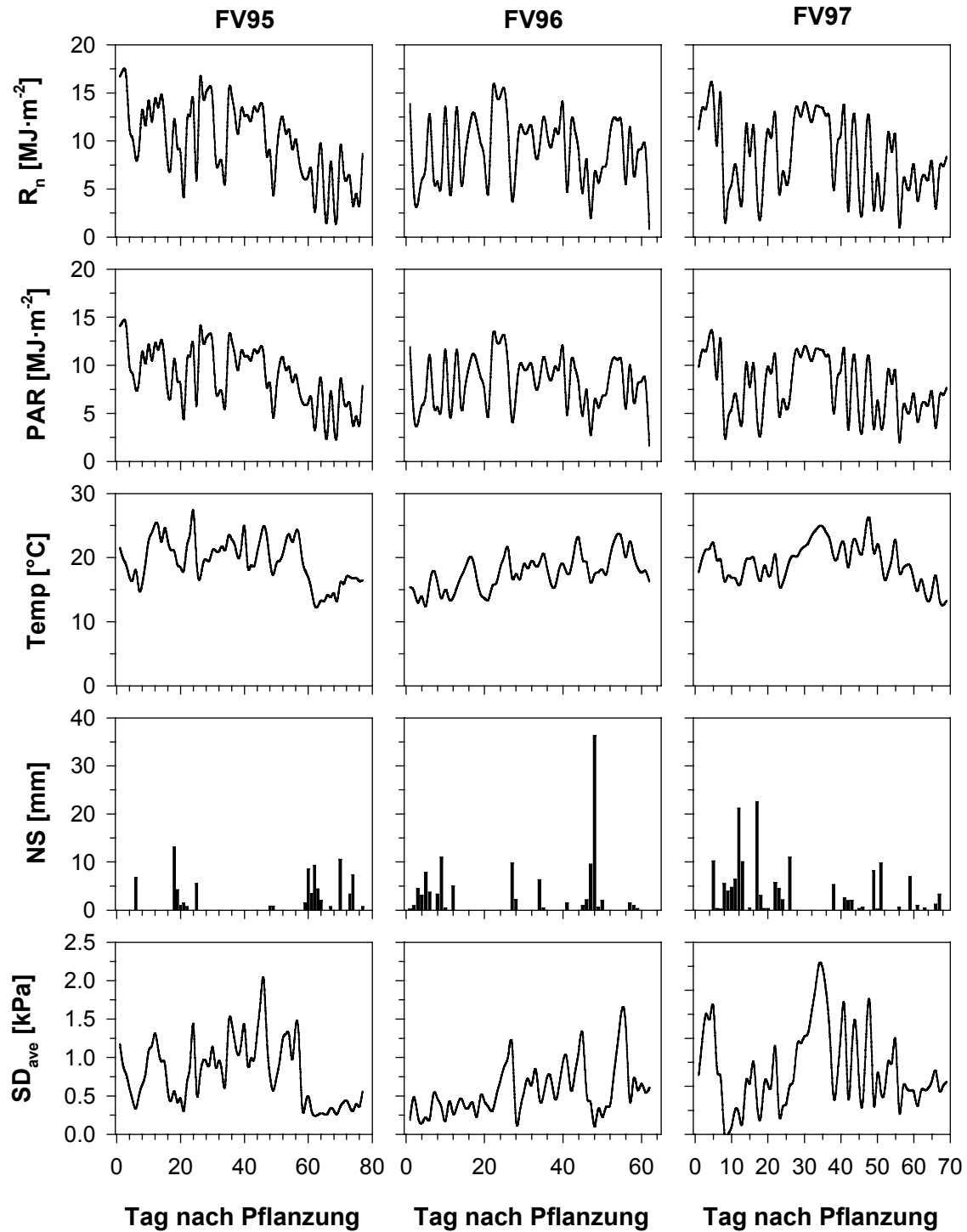


Abb. 3.2: Zeitlicher Verlauf der Nettostrahlung, R_n , der photosynthetisch aktiven Strahlung, PAR, der Tagesmitteltemperatur, Temp, des mittleren Sättigungsdefizits, SD_{ave} , und der Niederschläge, NS, während der Feldversuche 1995, FV95, 1996, FV96, und 1997, FV97

3.3 Statistische Auswertung

Alle statistischen Verrechnungen erfolgten mit dem Statistikprogramm SAS (SAS/STAT, 1990). Es wurden die Prozeduren GLM, MEANS/DUNNET, NLIN und REG jeweils zum Signifikanzniveau $\alpha=0.05$ verwendet.

Die im folgenden beschriebenen dynamischen Modellansätze wurden in der Programmumgebung von ModelMaker (Walker, 1997) erstellt, wobei das in Turbo-Pascal programmierte Wasserhaushaltsmodell als DLL-Datei eingebunden wurde. Die Integration der aufgestellten Differenzialgleichungen erfolgte innerhalb ModelMakers in der Regel mit dem Eulerschen Algorithmus und in Zeitschrittweiten von einem Tag. Die Zeitschrittweite für das Wasserhaushaltsmodell betrug eine Stunde. Wurden Parameter innerhalb der Modellumgebung von ModelMaker geschätzt, erfolgte dies mit einem Optimierungsalgorithmus von Marquardt (1963).

Die in Klammern hinter den geschätzten Parametern angegebenen Zahlen sind jeweils deren Standardfehler bzw. die asymptotischen Standardfehler.

4 Transpiration von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen

4.1 Einleitung

Für eine am tatsächlichen Wasserbedarf ausgerichtete Bewässerungssteuerung müssen die einzelnen Komponenten des Wasserhaushalts im System Boden-Pflanze-Atmosphäre in hoher zeitlicher Auflösung bekannt sein. Eine der Hauptkomponenten in diesem System ist die Transpiration der Pflanzen. Die Bestimmung der Transpiration ist unter Feldbedingungen aber nur unter großem experimentellen Aufwand (Lysimeter- oder Gaswechselanlagen) möglich. Eine Möglichkeit, um dennoch die für eine effektive Bewässerungssteuerung nötigen Informationen über die Höhe der Transpiration zu erhalten, bietet deren Modellierung.

Bei der Modellierung der Transpiration von Pflanzenbeständen wird zwischen der Referenztranspiration, häufig auch als potentielle Transpiration bezeichnet, und der aktuellen Transpiration unterschieden. Für die Bestimmung der Referenztranspiration, T_{Ref} , wird in der Regel mit der Penman-Monteith-Gleichung (Monteith, 1965) bzw. aus ihr abgeleiteten Funktionen die Referenzevapotranspiration berechnet (Jones und Tardieu, 1998). Sie ist von den Umweltparametern Strahlung, Wind, Sättigungsdefizit der Luft sowie den Pflanzenparametern Blattfläche, Bestandeshöhe und stomatärer Widerstand abhängig (Jones, 1992; Monteith und Unsworth, 1990). Die Aufteilung in Referenzevaporation und Referenztranspiration erfolgt meist proportional zum Anteil aufgenommener Energie in Anlehnung an Ritchie (1972).

Die Berechnung der aktuellen Transpiration, T_{akt} , erfolgt im Gegensatz dazu nicht einheitlich. In einigen Wasserhaushaltsmodellen (Typ A) ergibt sich T_{akt} aus T_{Ref} multipliziert mit einem Reduktionsfaktor f_{red} ($T_{\text{akt}} = f_{\text{red}} \cdot T_{\text{Ref}}$; $0 \leq f_{\text{red}} \leq 1$), welcher entweder vom relativen Anteil des pflanzenverfügbaren Wassers (Hammer und Muchow, 1994; Manschadi *et al.*, 1998), vom relativen Bodenwassergehalt (Teitinen *et al.*, 1994), dem Bodenwasserpotential im Wurzelraum (Belmans *et al.*, 1983; Swan *et al.*, 1990) oder vom Wasserpotential des Xylems (Stockle *et al.*, 1994) abhängt.

Stärker mechanistisch geprägte Modellansätze (Typ B) verwenden zur Berechnung von T_{akt} in der Regel auch die Penman-Monteith-Gleichung, wobei der Bestandeswiderstand, r_c , über den Stomatawiderstand, r_s , an die aktuelle Wasserversorgung der Pflanzen angepasst wird. Der stomatäre Widerstand wird in diesen Modellen in

Abhängigkeit vom Blattwasserpotential und dem Sättigungsdefizit der Luft (Reid, 1990), vom Turgordruck der Schließzellen und der Aktivität eines Hormonpools (Johnson *et al.*, 1991), vom relativen Wassergehalt des Sprosses und dem CO₂-Partialdruck (Thornley, 1996), von der photosynthetisch aktiven Strahlung und dem Blattwasserpotential (Braud *et al.*, 1995), vom Blattwasserpotential und der Globalstrahlung (Lynn und Carlson, 1990) oder vom Blattwasserpotential, dem Sättigungsdefizit der Luft und der photosynthetisch aktiven Strahlung (Olioso *et al.*, 1996) berechnet. In mit Photosynthesemodellen kombinierten Wasserhaushaltsmodellen (Friend, 1995; Leuning, 1995) ist r_s neben Umweltparametern wie Sättigungsdefizit der Luft, Temperatur oder CO₂-Konzentration auch von der Assimilation der Pflanze abhängig. Ferner wird in einem von Tardieu *et al.* (1993) vorgestellten Ansatz der Abszissinsäurekonzentration im Xylem die maßgebliche Bedeutung für die Stomataregulierung zugeschrieben.

Die Vielzahl der aufgeführten Modellansätze sowie andere Arbeiten, z.B. Bunce (1997), Jarvis und Davies (1998), Jones (1998), Jones und Tardieu (1998), Monteith (1995) oder Turner (1991), zeigen, dass die genauen Mechanismen der Stomataregulierung noch nicht vollständig bekannt sind. Trotz der unterschiedlichen Erklärungsansätze gehen alle Stomataregulierungsmodelle von einem auf Potentialdifferenzen basierenden Wassertransport im System Boden-Pflanze-Atmosphäre (van den Honert, 1948) (Gl. 4.1) aus, wobei allerdings die einzelnen Größen dieses Systems je nach Ansatz eine unterschiedliche Bedeutung für die Stomataregulierung haben.

$$q = \frac{\Psi_{\text{Boden}} - \Psi_{\text{Wurzel}}}{r_{\text{Boden}}} = \frac{\Psi_{\text{Wurzel}} - \Psi_{\text{Blatt}}}{r_{\text{Pflanze}}} = \frac{\Psi_{\text{Blatt}} - \Psi_{\text{Luft}}}{r_{\text{aero}} + r_{\text{Stomata}}} = \frac{\Psi_{\text{Boden}} - \Psi_{\text{Luft}}}{r_i} \quad (4.1)$$

mit q : Transpirationsrate

r_i : spezifische Widerstände

Ψ_i : spezifische Wasserpotentiale

Ausgehend von den verschiedenen Modellansätzen ist das Ziel dieses Teils der Arbeit, die für die Erstellung von Wasserhaushaltsmodellen für Blumenkohl nötigen funktionellen Zusammenhänge zwischen der Wasserversorgung und der Transpiration bzw. dem stomatären Widerstand abzuleiten. Als Grundsatz galt dabei, einfache Modellansätze zu entwickeln, wobei nach Möglichkeit als Eingabevariablen nur gut zu messende Größen aus Gl. 4.1 auftreten.

4.2 Modellbeschreibung

Bei der Formulierung eines Modells des Typ A (Modell 1) wurde unterstellt, dass die aktuelle Transpiration hier bezogen auf die Blattflächeneinheit, T_{aktBF} , bis zu einem kritischen Bodenwasserpotential im Wurzelraum, Ψ_{WRT} [kPa], der potentiellen Transpiration je Blattflächeneinheit, T_{potBF} , entspricht ($T_{\text{rel}}=1$), am permanenten Welkepunkt, PWP, Null ist ($T_{\text{rel}}=0$) und zwischen diesen beiden Werten logarithmisch zur Basis 10 abfällt (Gl. 4.2). Die Logarithmierung der Bodenwasserpotentiale erfolgte, um trotz des großen Wertebereichs von Ψ_{WR} eine lineare Funktion verwenden zu können.

$$T_{\text{aktBF}} = \begin{cases} T_{\text{potBF}} & \Psi_{\text{WR}} \geq \Psi_{\text{WRT}} \\ m_{\text{Takt}} \cdot \log(|\Psi_{\text{WR}}|) + f1_{\text{Takt}} & \Psi_{\text{WRT}} > \Psi_{\text{WR}} > \Psi_{\text{PWP}} \\ 0 & \Psi_{\text{WR}} \leq \Psi_{\text{PWP}} \end{cases} \quad (4.2)$$

mit m_{Takt} : Parameter $m_{\text{Takt}} = \frac{T_{\text{potBF}}}{\log(|\Psi_{\text{WRT}}|) - \log(|\Psi_{\text{PWP}}|)} \text{ [ml} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}]$

$f1_{\text{Takt}}$: Parameter $f1_{\text{Takt}} = -m_{\text{Takt}} \cdot \log(|\Psi_{\text{PWP}}|) \text{ [ml} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}]$

Ψ_{PWP} : Bodenwasserpotential am permanenten Welkepunkt, -1585 [kPa]

Aufgrund der Arbeit von Denmead und Shaw (1962) wird Ψ_{WRT} in Abhängigkeit von T_{potBF} beschrieben. Ausgehend von den dargestellten Daten der Autoren, die vermuten lassen, dass sich Ψ_{WRT} mit steigendem Transpirationsanspruch einem Maximalwert annähert, wird der Zusammenhang zwischen T_{potBF} und Ψ_{WRT} durch eine Hyperbel beschrieben:

$$\log(|\Psi_{\text{WRT}}|) = f1_{\Psi_{\text{WRT}}} + f2_{\Psi_{\text{WRT}}} / T_{\text{potBF}} \quad (4.3)$$

mit $f1_{\Psi_{\text{WRT}}}$: Betrag des Logarithmus des potentiell höchsten kritischen Bodenwasserpotentials im Wurzelraum für die Berechnung von T_{aktBF}

$f2_{\Psi_{\text{WRT}}}$: Parameter $[ml^{-1} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}]$

Um Aussagen über den Einfluss der Wasserversorgung auf den mittleren stomatären Widerstand, r_s , treffen zu können, wurden mehrere Modellansätze zur Stomataregulierung erstellt. In einem primär von Ψ_{WR} abhängigen Modell (Modell 2) wurde, wie für die Modellierung der aktuellen Transpiration, eine lineare Plateaufunktion verwendet (Gl. 4.4). Bis zu einem Schwellenwert, Ψ_{WRrs} [kPa], ist r_s gleich dem minimalen

Stomatawiderstand, rs_{\min} [$s \cdot m^{-1}$]; fällt Ψ_{WR} unter Ψ_{WRrs} , steigt rs an und erreicht am permanenten Welkepunkt, PWP, dann seinen Maximalwert, rs_{\max} [$s \cdot m^{-1}$].

$$rs = \begin{cases} rs_{\min} & \Psi_{WR} \geq \Psi_{WRrs} \\ rs_{\min} + m_{WRrs} \cdot \log(|\Psi_{WR}|) & \Psi_{WRrs} > \Psi_{WR} > PWP \\ rs_{\max} & \Psi_{WR} \leq PWP \end{cases} \quad (4.4)$$

mit m_{WRrs} : Parameter $m_{WRrs} = \frac{rs_{\max}}{\log(|PWP|)}$ [$s \cdot m^{-1}$]

Aufgrund des in der Literatur beschriebenen Einflusses des Transpirationsanspruchs auf rs (Monteith, 1995; Mott und Parkhurst, 1991) wurde Ψ_{WRrs} wieder in Abhängigkeit vom Transpirationsanspruch berechnet. Die spezifische Transpirationsrate der Kontrollvariante konnte allerdings nicht als Maß für den Transpirationsanspruch verwendet werden, da sie, bis auf die Tagesgänge, nicht in so hoher zeitlicher Auflösung erfasst wurde, um den Transpirationsanspruch zum Zeitpunkt der Messungen charakterisieren zu können. Als Maß für den Transpirationsbedarf wurde daher das Sättigungsdefizit der Luft verwendet, welches in der Regel eng mit der potentiellen Transpiration korreliert (Jones, 1992) und in stündlicher Auflösung erfasst wurde. Der Zusammenhang zwischen SD und Ψ_{WRrs} wird wie bei der aktuellen Transpiration mit einer Hyperbel beschrieben:

$$\log(|\Psi_{WRrs}|) = f1_{\Psi_{WRrs}} + f2_{\Psi_{WRrs}} / SD \quad (4.5)$$

mit $f1_{\Psi_{WRrs}}$: Betrag des Logarithmus des potentiell höchsten kritischen Bodenwasserpotentials im Wurzelraum für die Berechnung von rs

$f2_{\Psi_{WRrs}}$: Parameter [kPa^{-1}]

In einem vom Blattwasserpotential, Ψ_{BL} , bestimmten Modellansatz (Modell 3) wurde eine Kombination aus zwei linearen Funktionen verwendet:

$$rs = \begin{cases} rs_{\min} & \Psi_{BL} \geq \Psi_{BLcrit} \\ rs_{\min} + m_{\Psi_{BL}} \cdot (\Psi_{BL} - \Psi_{BLcrit}) & \Psi_{BL} < \Psi_{BLcrit} \end{cases} \quad (4.6)$$

mit $m_{\Psi_{BL}}$: Parameter [$s \cdot m^{-1} \cdot MPa^{-1}$]

Dabei wurde unterstellt, dass rs bis zu einem Schwellenwert, Ψ_{BLcrit} [MPa], gleich dem minimalen mittleren stomatären Widerstand rs_{\min} ist und bei Unterschreitung des Schwellenwertes linear ansteigt.

Zum Vergleich zu diesen einfachen Modellansätzen wurde ein von Jones und Tardieu (1998) vorgestellter und primär von der Abszissinsäurekonzentration im Xylem, $[ABA]$ [$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$], abhängiger Modellansatz (Modell 4) zur Beschreibung von r_s getestet. Der in ähnlicher Form erstmals von Tardieu *et al.* (1993) aufgestellte Modellansatz beschreibt r_s in Abhängigkeit von $[ABA]$, wobei die Sensitivität der Stomata auf $[ABA]$ vom Blattwasserpotential abhängt (Gl. 4.7). Im Gegensatz zu den anderen Modellansätzen wird in Modell 4 r_s in $\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\text{mol}^{-1}$ angegeben.

$$\frac{1}{r_s} = \left(r_{s_m} + \alpha_{ABA} \cdot e^{([ABA]\beta_{ABA} + \delta_{ABA} \cdot \Psi_{BL})} \right)^{-1} \quad (4.7)$$

mit r_s : Stomatärer Widerstand [$\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\text{mol}^{-1}$]

α_{ABA} : Parameter $\alpha = r_{s_{\min}} - r_{s_m}$ [$\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\text{mol}^{-1}$]

β_{ABA} : Parameter [$\text{m}^3\cdot\mu\text{mol}^{-1}$]

δ_{ABA} : Parameter [MPa^{-1}]

r_{s_m} : Parameter, [$\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\text{mol}^{-1}$]

Dabei ist $[ABA]$ eine Funktion des Wasserpotentials der Wurzel, Ψ_{Wurzel} , und der Transpirationsrate, T_{akt} :

$$[ABA] = \frac{a_{ABA} \cdot \Psi_{\text{Wurzel}}}{T_{\text{akt}} + b_{ABA}} \quad (4.8)$$

mit a_{ABA} : Parameter [$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} \text{ kPa}^{-1}$]

b_{ABA} : Parameter [$\text{ml}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]

T_{aktBF} : [$\text{ml}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]

Parametrisierung

Für die Parametrisierung der in diesen Kapitel vorgestellten Modelle wurden nur Daten aus dem Großgefäßversuch verwendet.

Zur Parametrisierung von Modell 1 wurden die Bodenwasserpotentiale im Wurzelraum aller Pflanzen der Varianten GG W2, GG W3 und GG W4 ihren täglichen relativen Transpirationsraten gegenüber gestellt ($n=369$).

Bei der Parametrisierung der Modelle zur Stomataregulierung wurde der minimale stomatäre Widerstand, $r_{s_{\min}}$, (Modell 2, 3 und 4) anhand der Daten der gut bewässerten Kontrolle, GG W1, ermittelt, wobei aus den Messungen der Einzelpflanzen jeweils ein Mittelwert gebildet wurde ($n=40$).

Zur Bestimmung der restlichen Parameter von Modell 2 ($f1_{\Psi_{WRrs}}$, $f2_{\Psi_{WRrs}}$) wurden alle anhand der Porometermessungen gewonnen Werte für r_s der Einzelpflanzen verwendet und mit den zum Zeitpunkt ihrer Messung vorliegenden mittleren Bodenwasserspannungen im Wurzelraum, Ψ_{WR} , in Beziehung gesetzt. Dies umfasst die Daten der in Tab. 3.3 aufgelisteten Messtermine und die Daten, die während der Messungen der Tagesgänge erhoben wurden ($n=274$).

Die Bestimmung der Parameter $m_{\Psi_{BL}}$ und Ψ_{BLcrit} (Modell 3) erfolgte anhand aller gemessenen Blattwasserpotentiale (Tab. 3.3), inklusive Tagesgänge, und den parallel zu diesen Messungen erfassten mittleren stomatären Widerständen ($n=165$).

Zur Parametrisierung von Modell 4 dienten die Daten der vier Tagesgänge, da nur bei diesen Messungen T_{akt} parallel zu Ψ_{WR} , welches mit Ψ_{Wurzel} gleichgesetzt wurde, Ψ_{BL} und r_s erfasst wurde ($n=81$). Da im Versuch [ABA] nicht gemessen werden konnte, wurden für a_{ABA} und b_{ABA} Werte aus einem Feldversuch (Kochler und Hartung 1996, unveröffentlichte Ergebnisse) eingesetzt, $a_{ABA}=-4 [\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}]$, $b_{ABA}=6.5 [\text{ml}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]$, und β , δ und r_{sm} anhand von Ψ_{BL} und r_{smin} geschätzt. Die für die Parametrisierung nötigen Umrechnungen von r_s von $\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\text{mol}^{-1}$ in $\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$ bzw. umgekehrt erfolgten nach Willert *et al.* (1995).

Als Vergleichskriterium für die einzelnen Modelle wurde die nach Smith *et al.* (1997) berechnete Modelleffizienz benutzt.

4.3 Ergebnisse

Bedingt durch die unterschiedlichen Bewässerungsstrategien kam es zu einer starken Differenzierung in der Wasserversorgung der einzelnen Varianten (Abb. 4.1e). Dies betrifft den Zeitpunkt wie auch die Intensität des Trockenstresses.

Das mit Wiedereinsetzen der Bewässerung sehr schnell ansteigende Bodenwasserpotential der intermittiert gestressten Variante war ausschliesslich auf einen Anstieg von Ψ_{WR} in 0.15 und 0.30 m Tiefe zurückzuführen.

Die zwischen 11:30h und 14:00h gemessenen Blattwasserpotentiale zeigten einen ähnlichen zeitlichen Verlauf wie die mittleren Bodenwasserpotentiale im Wurzelraum (Abb. 4.1d). Während Ψ_{BL} der Kontrollvariante über den gesamten Versuchszeitraum bei ca. $-0.5 [\text{MPa}]$ lag, kam es bei den anderen Varianten mit zunehmendem Trockenstress zu einem deutlichen Abfall von Ψ_{BL} .

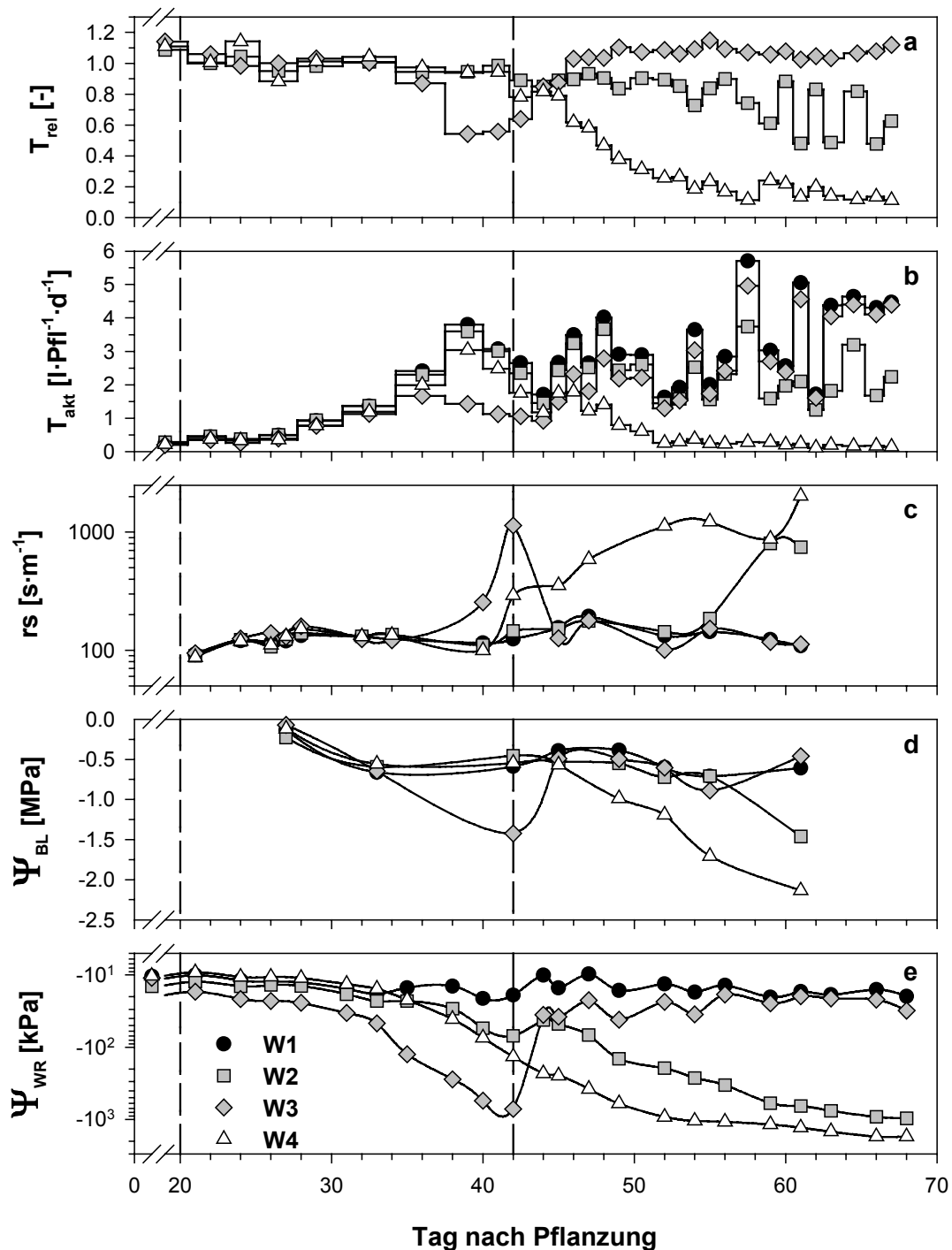


Abb. 4.1: Zeitlicher Verlauf der relativen Transpirationsraten, T_{rel} , (a), der mittleren Transpirationsraten, T_{akt} , (b), der zwischen 11:30 und 14:00 Uhr gemessenen mittleren stomatären Widerstände, r_s , (c), der zwischen 11:30 und 14:00 Uhr gemessenen Blattwasserpotentiale der jüngsten vollentfalteten Blätter, Ψ_{BL} , (d) sowie der mittleren Bodenwasserpotentiale im Wurzelraum, Ψ_{WR} , (e) des Großgefäßversuchs; W1: Kontrolle, W2: moderat gestresst, W3: intermittiert gestresst, W4 extrem gestresst; senkrechte Linien kennzeichnen die Grenzen der Bewässerungsphasen

Die unterschiedliche Wasserversorgung spiegelte sich auch in den zwischen 11:30h und 14:00h gemessenen mittleren stomatären Widerständen (Abb. 4.1c) wider. Der r_s der optimal bewässerten Pflanzen betrug in der Regel zwischen 100 und 150 [$\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$]. Bei den nicht optimal bewässerten Varianten stieg r_s mit fortschreitendem Trockenstress an und erreichte am Ende der Stressphasen Werte von 1140 [$\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$] (GG W3), 750 [$\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$] (GG W2) bzw. 2020 [$\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$] (GG W4). Wie beim Ψ_{BL} konnte nach dem Wiedereinsetzen der Bewässerung kein Unterschied zwischen den mittleren stomatären Widerständen der intermittiert gestressten Variante und der Kontrolle statistisch abgesichert werden.

Bei den gestressten Varianten kam es während der Stressphase zu einer Verminderung der mittleren Transpirationsrate (Abb. 4.1b) und der relativen Transpiration (Abb. 4.1a). Am deutlichsten war dies bei der extrem gestressten Variante ausgeprägt. Ab dem 52. TNP betrug bei ihr T_{akt} nur noch 10% der Wassermenge von W1. Bedingt durch das geringere Blattwachstum verminderte sich T_{rel} nicht ganz so schnell, betrug aber zu Kulturende auch nur ca. 10% der Kontrolle. Bemerkenswert sind die großen täglichen Schwankungen von T_{akt} und T_{rel} während der Stressperiode bei der moderat gestressten Variante.

Die unterschiedlichen Transpirationsraten schlugen sich auch in den insgesamt transpirierten Wassermengen der einzelnen Varianten nieder. Mit 124 [$\text{l}\cdot\text{Pfl}^{-1}$] war die transpirierte Wassermenge der Kontrolle signifikant höher als die der moderat bzw. intermittiert gestressten Variante mit 98 bzw. 97 [$\text{l}\cdot\text{Pfl}^{-1}$], welche wiederum über der von der extrem gestressten Variante insgesamt transpirierten Wassermenge 47 [$\text{l}\cdot\text{Pfl}^{-1}$] lag.

Die zeitlich höher aufgelösten Messungen (Abb. 4.2), zeigten, dass sich die unterschiedliche Wasserversorgung (Tab. 4.1) der Varianten auch auf den täglichen Verlauf der einzelnen Messgrößen auswirkte.

Während das Blattwasserpotential der Kontrolle und der leicht gestressten Varianten ($-30 > \Psi_{\text{WR}} > -500$ [kPa]) über den Tag nahezu konstant war, kam es bei den stark gestressten Varianten ($\Psi_{\text{WR}} < -500$ [kPa]) zu einem kontinuierlichen Abfall des Blattwasserpotentials (Abb. 4.2e,j). Auch bei den Verläufen der mittleren stomatären Widerstände (Abb. 4.2d,i) sind Unterschiede zwischen den Varianten zu erkennen. Bei der Kontrolle und den leicht gestressten Varianten fiel r_s mit zunehmender Einstrahlung und stieg gegen Ende des Tages wieder an.

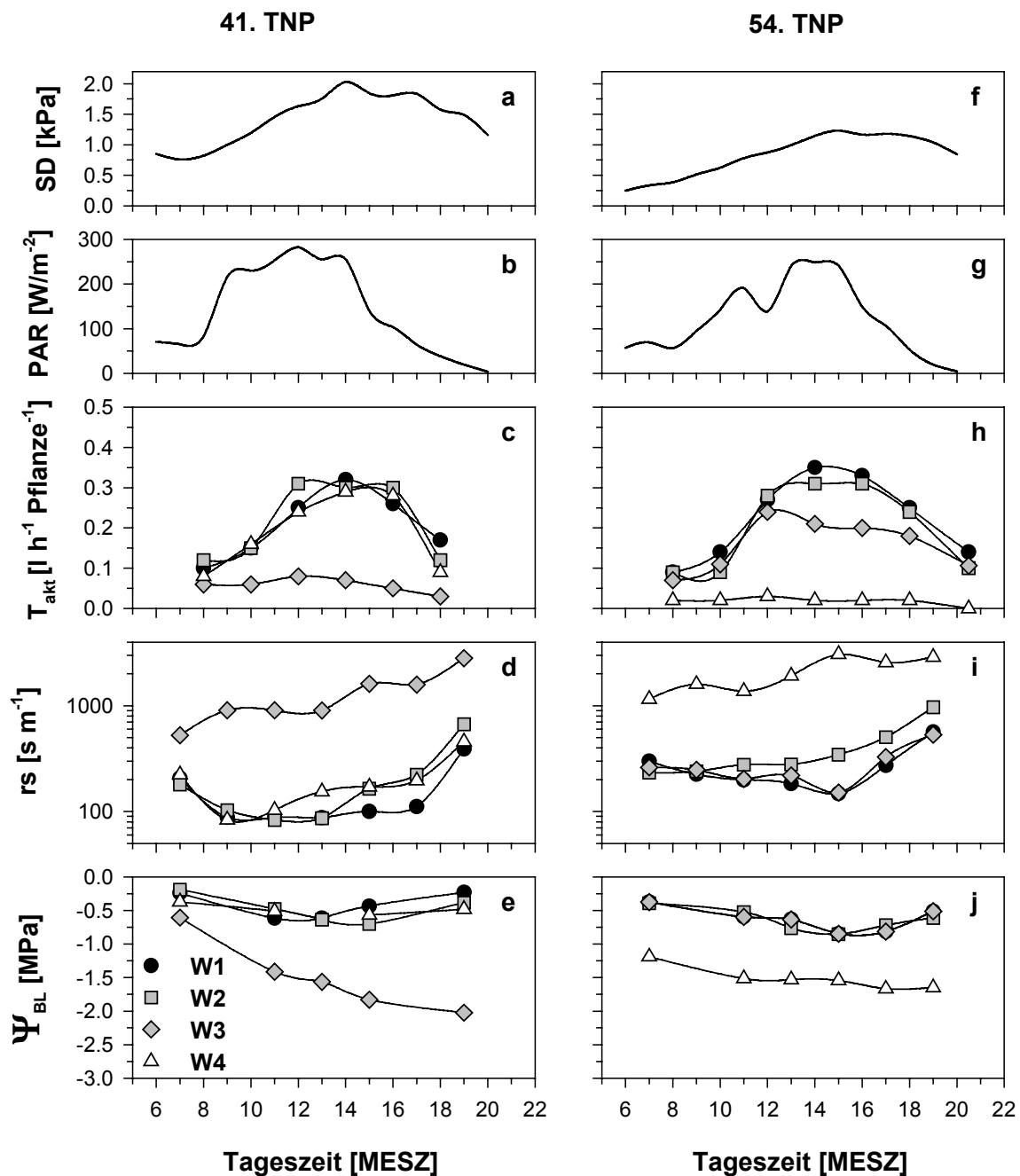


Abb. 4.2: Zeitlicher Verlauf der Blattwasserpotentiale der jüngsten vollentfalteten Blätter, Ψ_{BL} , der mittleren stomatären Widerstände, r_s , der aktuellen Transpirationsraten, T_{akt} , der photosynthetisch aktiven Strahlung, PAR, und des Sättigungsdefizits der Luft, SD, des Großgefäßversuchs am 41. Tag (a-e) und am 54. Tag (f-j) nach Pflanzung; W1: Kontrolle, W2: moderat gestresst, W3: intermittiert gestresst, W4: extrem gestresst

Bei den leicht gestressten Varianten erfolgte dieser Anstieg allerdings zu einem früheren Zeitpunkt, und die um 19:00h gemessenen Werte lagen über denen der Kontrolle. Die stark gestressten Varianten wiesen kontinuierlich steigende r_s -Werte

auf, wobei sie morgens (7:00h) mit $526 [\text{s}\cdot\text{m}^{-1}]$ (GG W3 41.TNP) bzw. $1153 [\text{s}\cdot\text{m}^{-1}]$ (GG W4, 54:TNP) schon höhere Werte als die anderen Varianten hatten. Obwohl sich die insgesamt transpirierten Wassermengen der Kontrolle und der leicht gestressten Varianten zum Teil um mehr als $0.6 [\text{l Pflanze}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}]$ unterschieden (Tab. 4.1), waren die relative Verteilung der transpirierten Wassermenge über den Tag (Abb. 4.2c,h) und die spezifischen Transpirationsraten (Tab. 4.1) bei ihnen nahezu gleich. Während die Transpiration der intermittiert gestressten Variante am 41. Tag, wenn auch auf sehr niedrigem Niveau, noch ansatzweise den sinusförmigen Verlauf der anderen Varianten aufwies, zeigte die extrem gestresste Variante am 54. Tag keine Differenzierung der Transpirationsrate in Abhängigkeit von der Tageszeit.

Tab. 4.1: Mittleres Bodenwasserpotential im Wurzelraum, Ψ_{WR} , turgeszente Blattfläche, BF_{turg} , aktuelle Transpirationsrate, T_{akt} , und spezifische Transpirationsrate, T_{aktBF} , der am 41. und 54. Tag nach Pflanzung untersuchten Pflanzen

| Messgrößen | 41. Tag nach Pflanzung | | | | 54. Tag nach Pflanzung | | | |
|------------------------------------------------------------------|------------------------|-------|-------|-------|------------------------|-------|-------|-------|
| | W1 | W2 | W3 | W4 | W1 | W2 | W3 | W4 |
| $\Psi_{\text{WR}} 7:00\text{h} [\text{kPa}]$ | 11 | 36 | 568 | 114 | 14 | 416 | 28 | 1288 |
| $\Psi_{\text{WR}} 19:00\text{h} [\text{kPa}]$ | 13 | 41 | 590 | 148 | 19 | 518 | 38 | 1288 |
| $\text{BF}_{\text{turg}} [\text{cm}^2 \text{ Pfl}^{-1}]$ | 8306 | 8294 | 5702 | 8242 | 19294 | 20231 | 14197 | 10952 |
| $T_{\text{akt}} [\text{l d}^{-1} \text{ Pfl}^{-1}]$ | 2.90 | 3.04 | 0.78 | 2.68 | 3.40 | 3.10 | 2.76 | 0.32 |
| $T_{\text{aktBF}} [\text{ml}\cdot\text{cm}^{-2} \text{ d}^{-1}]$ | 0.349 | 0.366 | 0.131 | 0.325 | 0.176 | 0.153 | 0.194 | 0.029 |

Zur Quantifizierung des Einflusses des Transpirationsanspruches auf Ψ_{WRT} wurden die Daten in Abhängigkeit von der Höhe der potentiellen Transpiration je Blattflächeneinheit, T_{potBF} , in Klassen unterteilt und für jede Klasse Ψ_{WRT} geschätzt (Tab. 4.2, Abb. 4.3).

Während das mittlere Bodenwasserpotential im Wurzelraum in einigen Klassen nur zwischen 50 und 60 Prozent der Varianz von T_{aktBF} erklärt, führt die Berücksichtigung des Zusammenhangs zwischen T_{potBF} und Ψ_{WRT} (Gl. 4.3, Abb. 4.4) zu einer guten Übereinstimmung zwischen geschätzten und simulierten aktuellen Transpirationsraten (Abb. 4.5).

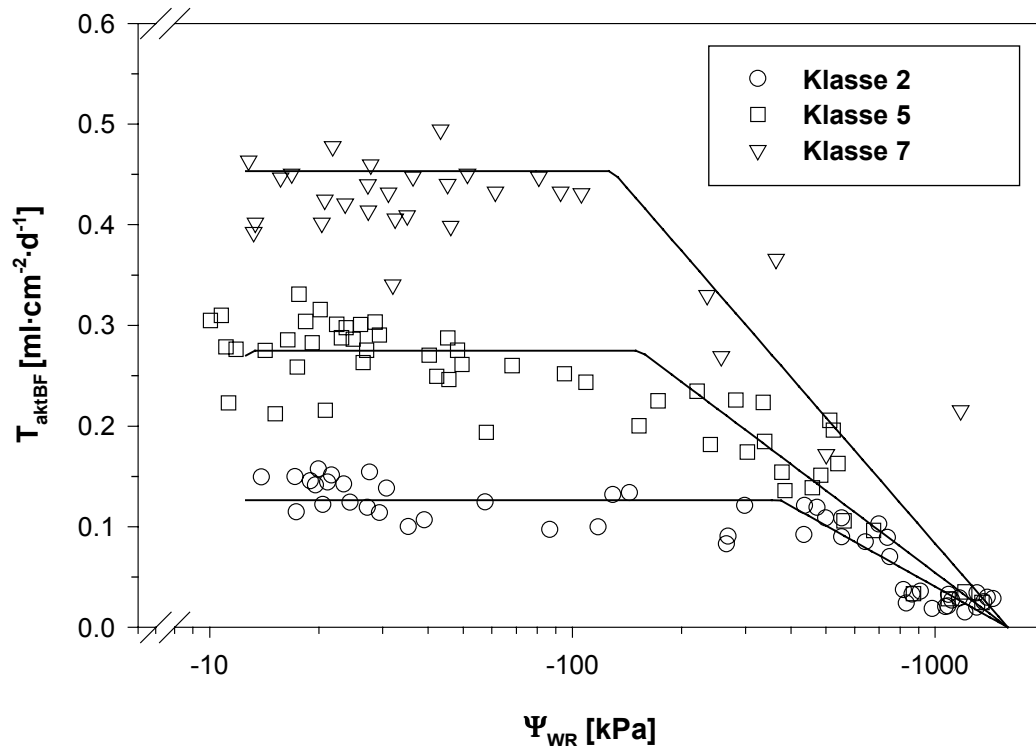


Abb. 4.3: Abhängigkeit der aktuellen Transpirationsrate, T_{aktBF} , vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum, Ψ_{WR} , bei unterschiedlichem Transpirationsbedarf; beispielhaft dargestellt anhand der Daten der Klassen 2, 5 und 7 (weitere Erläuterungen siehe Tab. 4.2.)

Bei den Berechnungen für die Modellansätze zur Stomataregulierung zeigte sich, dass r_{min} (Modell 2, 3 und 4) von der photosynthetisch aktiven Strahlung abhängt (Abb. 4.6).

Die zur Parametrisierung von Modell 2 verwendeten Daten wurden wieder in Klassen mit unterschiedlichem Transpirationsbedarf, charakterisiert durch das Sättigungsdefizit der Luft, SD, eingeteilt. Die in Tab. 4.3 dargestellten Ergebnisse der Parameterschätzungen zeigen, dass die Höhe von Ψ_{WRrs} vom Transpirationsbedarf abhängt. Der Zusammenhang zwischen SD und Ψ_{WRrs} lies sich wie bei der aktuellen Transpiration gut mit einer Hyperbel beschreiben (Abb. 4.7). Der maximale stomatäre Widerstand r_{max} wurde auf $7000 [\text{s} \cdot \text{m}^{-1}]$ festgelegt.

Unter Berücksichtigung der in Abb. 4.6 und Abb. 4.7 dargestellten Zusammenhänge zwischen PAR und r_{min} bzw. Transpirationsanspruch und Ψ_{WRrs} ergab sich eine gute Übereinstimmung zwischen den mit dem Modell 2 berechneten und den gemessenen stomatären Widerständen (Tab. 4.4).

Tab. 4.2: In Abhängigkeit vom Transpirationsbedarf, charakterisiert durch die potentielle Transpirationsrate je Blattflächeneinheit, T_{potBF} (Mittelwert), mit Gl. 4.2 geschätztes kritisches Bodenwasserpotential, Ψ_{WRT} (\pm Standardfehler), Bestimmtheitsmaß des Modells, r^2 , und die Anzahl der berücksichtigten Datenpunkte, n ; Datenbasis sind die Messwerte der Varianten GG W2, GG W3 und GG W4 des Großgefäßversuchs

| Klasse | T_{potBF} [ml cm ⁻² d ⁻¹] | log ($ \Psi_{\text{WRT}} $) | Ψ_{WRT} [kPa] | r^2 | n |
|--------|--------------------------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------|-----|
| 1 | $0.05 \leq T_{\text{pot}} < 0.10$ (0.087) | 2.526 (± 0.049) | -336 | 0.80 | 36 |
| 2 | $0.10 \leq T_{\text{pot}} < 0.15$ (0.126) | 2.574 (± 0.031) | -375 | 0.87 | 51 |
| 3 | $0.15 \leq T_{\text{pot}} < 0.20$ (0.184) | 2.395 (± 0.053) | -248 | 0.76 | 102 |
| 4 | $0.20 \leq T_{\text{pot}} < 0.25$ (0.222) | 2.242 (± 0.081) | -174 | 0.75 | 57 |
| 5 | $0.25 \leq T_{\text{pot}} < 0.30$ (0.275) | 2.187 (± 0.045) | -154 | 0.85 | 54 |
| 6 | $0.30 \leq T_{\text{pot}} < 0.40$ (0.338) | 2.135 (± 0.085) | -136 | 0.60 | 39 |
| 7 | $0.40 \leq T_{\text{pot}} < 0.50$ (0.447) | 2.111 (± 0.102) | -129 | 0.52 | 30 |

Bei dem primär vom Blattwasserpotential abhängigen Modellansatz (Modell 3) wurde ebenfalls der Einfluss des Transpirationsbedarfs auf r_s durch das Abschätzen der Modellparameter für nach dem Sättigungsdefizit der Luft abgestufte Klassen überprüft. Da sich weder für Ψ_{BLcrit} noch für $m_{\Psi\text{BL}}$ ein sinnvoller Zusammenhang mit SD ergab, wurde für alle Daten ein einheitliches Ψ_{BLcrit} bzw. $m_{\Psi\text{BL}}$ bestimmt. Mit den aus der Regressionsrechnung erhaltenen Parametern $\Psi_{\text{BLcrit}} = -0.72(\pm 0.04)$ und $m_{\Psi\text{BL}} = -1458(\pm 90)$ ließen sich die Messdaten gut beschreiben (Tab. 4.4).

Mit Modell 4 ergab sich ein Bestimmtheitsmaß von $r^2 = 0.73$ zwischen berechneten und gemessen stomatären Widerständen (Tab. 4.4). Die Werte der Parameter sind $r_{s_m} = 2425(\pm 236)$ [s·m⁻¹], $\beta = -0.0122(\pm 0.003)$ [m³·μmol⁻¹] und $\delta = 1.25 (\pm 0.17)$ [MPa⁻¹].

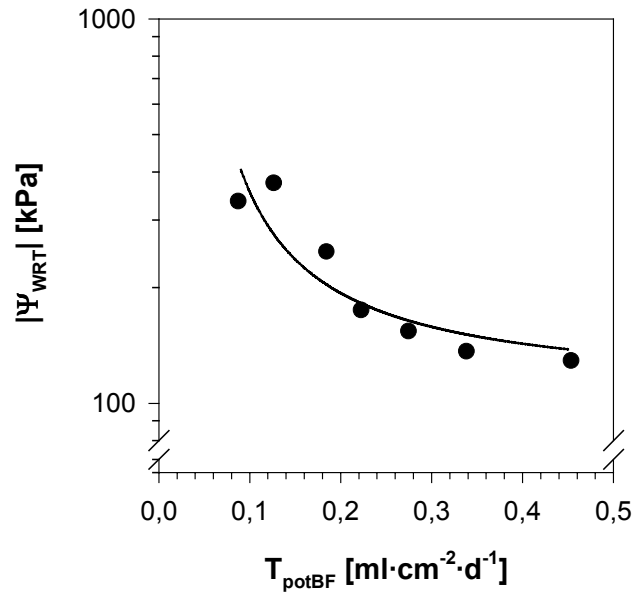


Abb. 4.4: Zusammenhang zwischen der potentiellen Transpirationsrate je Blattflächeneinheit, T_{potBF} , und dem kritischen Bodenwasserpotential für die aktuelle Transpiration, Ψ_{WRT} . Datenbasis sind die in Tab. 4.2 dargestellten Ergebnisse; die Gleichung der eingezeichneten Regressionslinie lautet:

$$\log(|\Psi_{\text{WRT}}|) = f1_{\Psi_{\text{WRT}}} + f2_{\Psi_{\text{WRT}}} (\pm 0.01) / T_{\text{pot}}, \quad r^2 = 0.82, \quad n = 7$$

mit $f1_{\Psi_{\text{WRT}}} = 2.02 (\pm 0.07)$ und $f2_{\Psi_{\text{WRT}}} = 0.05 (\pm 0.01)$

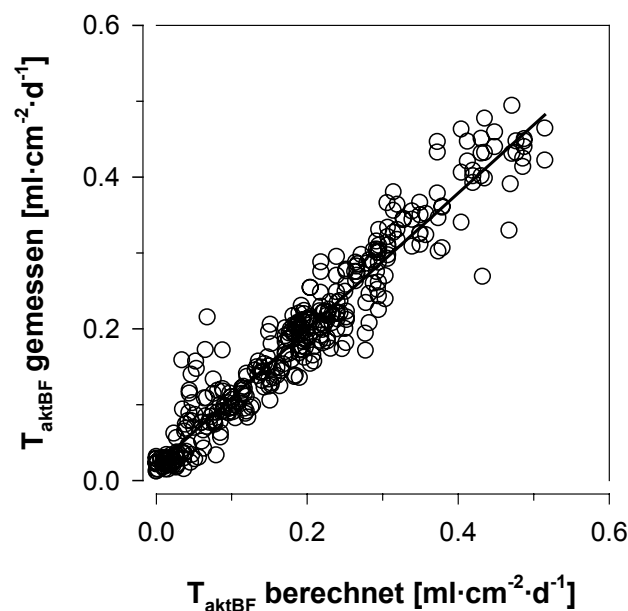


Abb. 4.5: Beziehung zwischen den gemessenen und berechneten aktuellen Transpirationsraten je Blattflächeneinheit der Varianten W2, W3 und W4 des Großgefäßversuchs; die Gleichung der Regressionsgeraden lautet:

$$y = 0.898 (\pm 0.0131) \cdot x + 0.019 (\pm 0.0029), \quad r^2 = 0.93, \quad n = 369$$

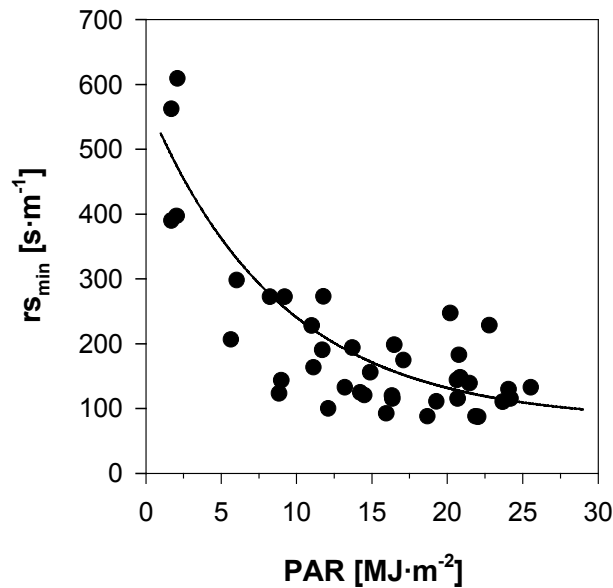


Abb. 4.6: Beziehung zwischen dem minimalen stomatären Widerstand, rs_{\min} , der optimal bewässerten Variante des Großgefäßversuchs, GGW1, und der photosynthetisch aktiven Strahlung, PAR; die Gleichung der eingezeichneten Regressionslinie lautet:

$$rs_{\min} = rs_0 \cdot \left(1 + \left(f1_{rs_{\min}} \cdot e^{(f2_{rs_{\min}} \cdot PAR)}\right)\right), r^2=0.76, n=40$$

mit: $rs_0=133(\pm 16.1)$ [$s \cdot m^{-1}$], $f1_{rs_{\min}}: 4.07(\pm 0.610)$ [$s \cdot m^{-1}$] und $f2_{rs_{\min}}: -0.2296(\pm 0.054695)$ [$MJ^{-1} \cdot m^2$]

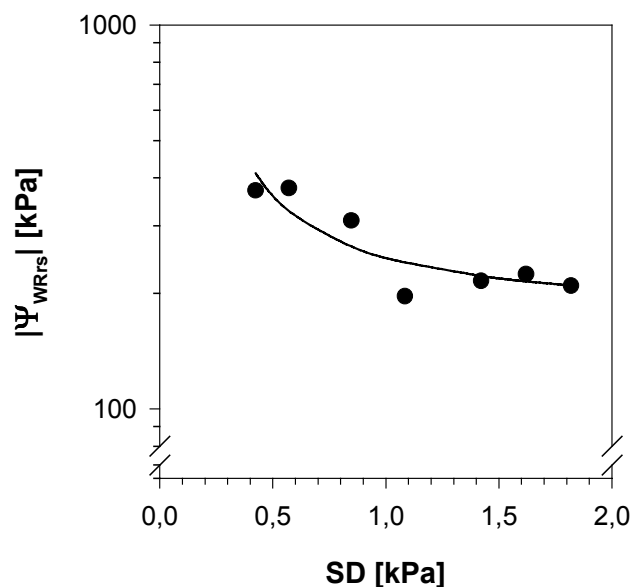


Abb. 4.7: Zusammenhang zwischen dem Transpirationsanspruch, charakterisiert durch das Sättigungsdefizit der Luft, SD, und dem kritischen Bodenwasserpotential für die Stomataregulierung Ψ_{WRs} . Datenbasis sind die in Tab. 4.3 dargestellten Ergebnisse; die Gleichung der eingezeichneten Regressionslinie lautet: $\log(|\Psi_{WRs}|) = f1_{\Psi_{WRs}} + f2_{\Psi_{WRs}}/SD$, $r^2=0.79$, $n=7$ mit $f1_{\Psi_{WRs}}=2.23(\pm 0.048)$ und $f2_{\Psi_{WRs}}=0.162(\pm 0.0369)$

Tab. 4.3: In Abhängigkeit vom Transpirationsbedarf, charakterisiert durch das Sättigungsdefizit der Luft, SD, (Mittelwert), mit Gl. 4.4 geschätztes kritisches Bodenwasserpotential Ψ_{WRrs} (\pm Standardfehler), Bestimmtheitsmaß, r^2 , des Modells und die Anzahl der berücksichtigten Datenpunkte, n; Datenbasis sind die Messwerte aller Varianten des Großgefäßversuchs

| Klasse | SD [kPa] | $\log(\Psi_{WRrs})$ | Ψ_{WRrs} [kPa] | r^2 | n |
|--------|------------------------------|-----------------------|------------------------|-------|----|
| 1 | $0.25 \leq SD < 0.50$ (0.42) | 2.569 (± 0.049) | -371 | 0.85 | 36 |
| 2 | $0.50 \leq SD < 0.75$ (0.68) | 2.576 (± 0.031) | -378 | 0.70 | 48 |
| 3 | $0.75 \leq SD < 1.00$ (0.85) | 2.491 (± 0.053) | -310 | 0.88 | 32 |
| 4 | $1.00 \leq SD < 1.25$ (1.08) | 2.293 (± 0.031) | -220 | 0.87 | 64 |
| 5 | $1.25 \leq SD < 1.50$ (1.42) | 2.333 (± 0.045) | -215 | 0.81 | 35 |
| 6 | $1.50 \leq SD < 1.75$ (1.62) | 2.351 (± 0.085) | -224 | 0.75 | 35 |
| 7 | $1.75 \leq SD < 2.00$ (1.82) | 2.321 (± 0.102) | -209 | 0.90 | 24 |

Tab. 4.4: Inputgrößen, geschätzte Parameter, Bestimmtheitsmaß, r^2 , Anzahl der verwendeten Datensätze, n, Steigung, Y_1 , sowie y-Achsenabschnitt, Y_0 , der Regressionsgeraden und Modelleffizienz, EF, der einzelnen Modellansätze für die Stomataregulierung; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Modell | Inputgrößen | geschätzte Parameter | r^2 | n | Y_1 | Y_0 | EF |
|--------|-------------------------------------------|---------------------------------------------------|-------|-----|------------------|--------------------|------|
| 2 | $r_{smin}, \Psi_{WR}, T_{pot}, r_{smax}$ | $f1_{\Psi_{WRrs}}, f2_{\Psi_{WRrs}}$ | 0.77 | 274 | $1.01(\pm 0.03)$ | $10.7(\pm 19.2)$ | 0.76 |
| 3 | r_{smin}, Ψ_{BL} | $\Psi_{BLcrit}, m_{\Psi_{BL}}$ | 0.74 | 165 | $1.00(\pm 0.05)$ | $15.2(\pm 31.2)$ | 0.73 |
| 4 | $r_{smin}, \Psi_{WR}, T_{akt}, \Psi_{BL}$ | $r_{sm}, a_{ABA}, b_{ABA}, \alpha, \beta, \delta$ | 0.73 | 81 | $1.07(\pm 0.07)$ | $-133.9(\pm 61.6)$ | 0.71 |

Ein direkter Vergleich der einzelnen Modellansätze ist problematisch, da zur Parametrisierung der Modelle unterschiedliche Datensätze benutzt wurden. Die Übersicht in Tab. 4.4 macht aber deutlich, dass durch die Modellansätze, die zu ihrer Parametrisierung benutzten Daten unterschiedlich gut beschreiben, wobei aber alle Ansätze eine akzeptable Modelleffizienz haben.

4.4 Diskussion

Ziel dieses Teils der Arbeit war es, funktionelle Zusammenhänge zwischen Pflanzen- und Umweltparametern und der Transpiration bzw. dem stomatären Widerstand abzuleiten, die zur Modellierung des Wasserhaushalts von Blumenkohl verwendet werden können.

Als Grundlage hierfür diente ein Gefäßversuch, in dem über eine differenzierte Wasserversorgung die die Transpiration betreffenden Anpassungsreaktionen von Blumenkohl an Trockenstress untersucht wurden. Mit fortschreitender Austrocknung des Bodens kam es zu deutlichen Stresssymptomen bei den Pflanzen (Abb. 4.1a-e). Das große Gefäßvolumen (220 l) gewährleistete eine feldähnliche, kontinuierlich fortschreitende Trockenstressentwicklung. Dies wird durch die gemessenen Blattwasserpotentiale und stomatären Widerstände bestätigt, welche mit denen bei anderen *Brassicaceen* unter Feldbedingungen gemessenen Daten (Clarke und McCaig, 1982; Jensen *et al.*, 1998a; Jensen *et al.*, 1996; Kumar *et al.*, 1994; Kumar *et al.*, 1984) korrespondieren. Ebenso sicherte das große Bodenvolumen, auch bei hohem Transpirationsbedarf, eine ausreichende Wasserversorgung der gut mit Wasser versorgten Pflanzen, wie die geringen täglichen Schwankungen des mittleren Bodenwasserpotentials im Wurzelraum (Tab. 4.1) und des Blattwasserpotentials (Abb. 4.2) belegen. Die relativ hohen Transpirationsraten der Kontrollvariante und der intermittiert gestressten Variante zu Kulturende resultieren aus der überdurchschnittlich großen Blattfläche der Versuchspflanzen (Tab. 4.1), die bei einer durchschnittlichen Pflanzdichte von 3-4 Pflanzen·m⁻² einem Blattflächenindex von 6-8 entsprochen hätte. Außerdem führte auch der Einzelstand der Pflanzen zu einer höheren Transpiration pro Pflanze als sie für ausreichend bewässerte Feldbestände ermittelt wurde (Hartmann *et al.*, 1989a). Wenn auch die insgesamt transpierte Wassermenge aus den eben beschriebenen Gründen höher war als in Feldbeständen, zeigten die Tagesgänge der gut bewässerten sowie der gestressten Varianten (Abb. 4.2c u. h) eine ähnliche relative Verteilung über den Tag wie sie von Kumar *et al.* (1994) für Senf (*Brassica juncea* L.) bzw. Singh *et al.* (1987) für Kichererbsen (*Cicer arietinum*) beschrieben wurden.

Im Gegensatz zu anderen Veröffentlichungen auf diesem Gebiet, z. B. Hammer und Muchow (1994), Ray und Sinclair (1997) oder Sinclair und Ludlow (1986), für eine Übersicht siehe Sadras und Milroy (1996), wurde als Maß für die Wasserversorgung

der Pflanzen nicht der Anteil des pflanzenverfügbaren Bodenwassers sondern das mittlere Bodenwasserpotential im Wurzelraum verwendet. Durch die Verwendung des Bodenwasserpotentials sind die Ergebnisse besser auf andere Standorte übertragbar, da die Probleme, welche bei der Bestimmung des pflanzenverfügbaren Bodenwassers auftreten (Savage *et al.*, 1996; Sinclair *et al.*, 1998) vermieden werden. Außerdem weisen neuere Versuchsergebnisse, in denen die Anpassungsreaktionen von Lupinen (*Lupinus angustifolius*) an Trockenstress parallel in unterschiedlichen Böden untersucht wurden (Jensen *et al.*, 1998b), darauf hin, dass der Gasaustausch der Pflanzen eher vom mittleren Bodenwasserpotential als vom Bodenwasserangebot oder dem Anteil Wurzeln im feuchten Boden bestimmt wird. Die einheitliche Betrachtung des Wurzelraums ohne Berücksichtigung der relativen Wurzelverteilung beruht auf folgenden Annahmen: 1.) Aufgrund einer homogenen Verteilung der Wurzeln je Bodenschicht und der hohen ungesättigten Wasserleitfähigkeit des Substrats kommt es nicht zu einer Behinderung der Wasseraufnahme durch einen starken Abfall des Bodenwasserpotentials an der Wurzeloberfläche. 2.) Eine geringere Durchwurzelungsintensität wird durch eine höhere Wasseraufnahmekapazität der Wurzeln in diesen Bodenschichten ausgeglichen (Eavis und Taylor, 1979; Sharp und Davies, 1985). 3.) Eine partielle Austrocknung des Wurzelsystems bei ausreichender Wasserversorgung in anderen Bodenschichten führt nicht zu einer Beeinträchtigung der Transpiration bzw. der Stomata (Gallardo *et al.*, 1996; Gallardo *et al.*, 1994; Melkonian und Wolfe, 1993; Melkonian und Wolfe, 1995).

Auf der Betrachtungsebene der Gesamtpflanze und in täglicher Auflösung ließ sich der Zusammenhang zwischen Wasserversorgung und Transpiration durch ein lineares Modell (Modell1) beschreiben. Im Gegensatz zu ähnlichen in der Literatur beschriebenen Modellen, für eine Übersicht siehe Sadras und Milroy (1996), ist der Schwellenwert, Ψ_{WRT} , von der Höhe der potentiellen Transpiration abhängig (Abb. 4.4). Die Notwendigkeit, den dynamischen Zusammenhang zwischen Transpirationsanspruch und Ψ_{WRT} zu berücksichtigen, wird an den Daten der relativen Transpiration der moderat gestressten Variante, GG W2, deutlich (Abb. 4.1e). An Tagen mit hohem Transpirationsbedarf (z.B. 61., 63. TNP) kommt es zu einer deutlichen Verminderung der Transpiration je Blattflächeneinheit gegenüber der Kontrollvariante ($T_{rel} < 0.5$), während an Tagen mit niedrigem Transpirationsbedarf (z.B. 60., 62. TNP) die Transpiration je Blattflächeneinheit, bei ähnlichem Ψ_{WR} , im Vergleich zu GG W1 nur geringfügig vermindert wurde ($T_{rel} > 0.8$). Die Abhängigkeit der kritischen

Bodenfeuchte, ab der es zu einer Einschränkung der Transpiration je Blattflächeneinheit kommt, vom potentiellen Transpirationsbedarf ist auch durch andere Arbeiten z.B. Denmead und Shaw (1962) oder Sadras *et al.* (1993) belegt. Mit Werten zwischen -336 und -129 [kPa] (Tab. 4.2), welche eine Bodenfeuchte charakterisieren, bei der noch ungefähr 20% bzw. 37% des pflanzenverfügbaren Wassers im Bodenprofil vorhanden waren, liegt Ψ_{WRT} in einem Bereich, wie er auch für andere Kulturpflanzen gefunden wurde (Sadras und Milroy, 1996). Das hohe Bestimmtheitsmaß und die Koeffizienten der linearen Regressionsgleichung zwischen simulierter und gemessener aktueller Transpirationsrate je Blattflächeneinheit (Abb. 4.5) belegen eindeutig, dass sich mit dem verwendeten Modellansatz die tägliche Transpiration von Blumenkohl gut abbilden lässt. Für eine zeitlich höher aufgelöste Modellierung der Transpiration, die tageszeitliche Schwankungen der Transpiration berücksichtigt, ist dieser Ansatz allerdings nicht geeignet.

Als Grundlage für zeitlich höher aufgelöste Transpirationsmodelle wurde der Einfluss der Wasserversorgung auf den stomatären Widerstand mit drei verschiedenen Modellansätzen untersucht. In den Modellen 2 und 3 wird r_s durch die Kombination von linearen Gleichungen beschrieben und ist maßgeblich von Ψ_{WR} bzw. Ψ_{BL} abhängig. In Modell 4 wurde versucht ein von Jones und Tardieu (1998) vorgeschlagenes und maßgeblich von der Abszissinsäurekonzentration im Xylem bestimmtes Modell an die Messdaten anzupassen.

Unabhängig von den unterschiedlichen Steuergrößen für die Stomataregulierung wird in allen drei Modellen ein minimaler stomatärer Widerstand, r_{smin} , als Eingabevariable benötigt, auf den hier kurz eingegangen werden soll, bevor die Modelle im einzelnen diskutiert werden. Der exponentielle Anstieg des minimalen Stomatawiderstandes mit abnehmender photosynthetisch aktiver Strahlung (Abb. 4.6) ist bei vielen Pflanzenarten beobachtet worden (Tardieu und Simonneau, 1998; Turner, 1991) und könnte durch eine geringere potentielle Photosyntheseleistung der Blätter bei abnehmender Einstrahlung bedingt sein (Jarvis und Davies, 1998). Ein Einfluss des Transpirationsanspruch auf r_{smin} , der sich in einer "Mittagsdepression" von r_s der gut bewässerten Variante hätte manifestieren müssen, konnte nicht festgestellt werden (Abb. 4.2). Dies deckt sich mit Ergebnissen von Tardieu und Simonneau (1998), die unter Feldbedingungen bei gut bewässerten Sonnenblumen (*Helianthus*

annuus), Mais (*Zea mays*) und Pappeln (*Populus euramericana*) auch keine “Mittagsdepression“ beobachteten.

Die in Modell 2 geprüfte Hypothese, dass der Stomatawiderstand beim permanenten Welkepunkt seinen Maximalwert, $r_{s_{\max}}$, erreicht, wird durch die Daten der extrem gestressten Variante gestützt. Ab einem mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum von -1500 [kPa] beträgt deren spezifische Transpirationsrate nur noch ca. 10 Prozent des Wertes der optimal bewässerten Variante (Abb. 4.1e), was ungefähr der kutikulären Transpiration von Blättern entspricht (Kramer, 1983). Auch die Abhängigkeit von Ψ_{WRrs} und damit indirekt auch von r_s vom Transpirationsanspruch bzw. von SD deckt sich mit in anderen Arbeiten beschriebenen Beobachtungen, z.B. Johnson und Ferrell (1983), Monteith (1995), Saliendra *et al.* (1995) oder Turner (1991).

In dem vom Blattwasserpotential abhängigen Modellansatz, Modell 3, ließ sich kein Zusammenhang zwischen Transpirationsanspruch und r_s feststellen. Dies lässt sich dadurch erklären, dass sich nach Gl. 4.1 bei konstantem $r_{Pflanze}$, Ψ_{BL} ebenfalls in Abhängigkeit vom Bodenwasserpotential und dem Transpirationsanspruch ergibt. Mit abnehmenden Ψ_{WR} oder steigendem Transpirationsanspruch sinkt auch Ψ_{BL} . Die mit 0.73 ebenfalls noch als gut zu bewertende Modelleffizienz könnte auch nur darauf zurückzuführen sein, dass Ψ_{BL} und r_s von den gleichen Steuergrößen abhängen.

Trotz der im Verhältnis zu den beiden ersten “hydraulischen“ Modellansätzen größeren Anzahl an Inputgrößen und Schätzparametern wies der “chemische“ Modellansatz, Modell 4, eine niedrigere Modelleffizienz auf. Dies mag zum Teil daran liegen, dass die zur Berechnung der ABA-Konzentration im Xylem, [ABA], benötigten Parameter a_{ABA} und b_{ABA} aus einem anderen Versuch übernommen wurden. Bedeutender für die ungenauere Abbildung von r_s dürfte allerdings die im Modell unterstellte Annahme sein, dass mit zunehmender Transpirationsrate [ABA] auch r_s abnimmt. Dies widerspricht der Tatsache, dass die relative Transpiration der gestressten Pflanzen bei hohem Transpirationsanspruch geringer ist als bei niedrigem, somit die Stomata bei hohem Transpirationsanspruch eher schließen. Um eventuelle Ungenauigkeiten durch die aus dem Feldversuch übernommenen Parameter a_{ABA} und b_{ABA} zu minimieren, wurde [ABA] in Gl. 4.7 durch die rechte Seite von Gl. 4.8 ersetzt und a_{ABA} und b_{ABA} in die Parameterschätzung mit einbezogen. Dabei zeigte sich ein generelles Problem dieses Ansatzes. Die Parameter a_{ABA} , b_{ABA} und β korrelieren eng miteinander und lassen sich nicht unabhängig voneinander be-

stimmen. Dies deutet auf eine Überparametrisierung des Modells hin. Unabhängig davon können sich auch aus den benötigten Inputgrößen Probleme bei der Einbindung dieses Modells in ein komplettes Wasserhaushaltsmodell ergeben. Die aktuelle Transpiration ist sowohl Zielgröße des kompletten Wasserhaushaltsmodells als auch Inputgröße für die Berechnung des stomatären Widerstandes und des Blattwasserpotentials, die wiederum zur Berechnung der aktuellen Transpiration benötigt werden. Bei der Verwendung des Blattwasserpotentials als Inputgröße ergibt sich noch ein weiteres Problem. Das Blattwasserpotential kann, aufgrund des mit seiner Messung verbundenen technischen Aufwands (Hsiao, 1990), nicht kontinuierlich erfasst werden. Deshalb muss es aus dem Bodenwasserpotential, den pflanzeninternen Widerständen und der aktuellen Transpiration berechnet werden. Neben dem schon diskutierten Problem der Verwendung von T_{akt} als Inputgröße, ist auch die Bestimmung der pflanzeninternen Widerstände problematisch (Markhart III und Smit, 1990; Passioura, 1984; Passioura und Munns, 1984; Reid und Huck, 1990). Da der letztgenannte Punkt auch für Modell 3 zutrifft, Modell 2 hingegen mit dem mittleren Bodenwasserpotential und der potentiellen Transpiration gut zu berechnende Inputgrößen und auch die höchste Modelleffizienz aufweist, erscheint er am besten dafür geeignet zu sein, als Grundlage für eine zeitlich hochaufgelöste Modellierung der Transpiration von Blumenkohl zu dienen.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass es bei Blumenkohl unter Trockenstressbedingungen zu einer deutlichen Verminderung der Transpiration je Blattflächeneinheit kommt. Dies ist durch einen mit fortschreitendem Trockenstress exponentiell ansteigenden mittleren stomatären Widerstand bedingt. Die Auswirkungen von Trockenstress auf die Transpiration lassen sich auf der Gesamtpflanzenebene mit einem vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum und dem potentiellen Transpirationsanspruch abhängigen Modell beschreiben. Sollen direkt die Auswirkungen von Trockenstress auf die Stomataregulierung beschrieben werden, kann dies mit verschiedenen Modellansätzen erfolgen. Je nach Komplexität und den vorhandenen Steuergrößen der Wasserhaushaltsmodelle, innerhalb deren Rahmen r_s berechnet werden soll, kann der r_s von Blumenkohl entweder in Abhängigkeit vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum und dem Transpirationsanspruch, dem Blattwasserpotential oder der Abszissinsäurekonzentration im Xylem berechnet werden. Dabei ist allerdings zu beachten, dass neben der Wasserversorgung auch die Intensität der PAR die Stomataregulierung von Blumenkohl beeinflusst.

5 Partitionierung der Trockenmasse von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen

5.1 Einleitung

Die Partitionierung der Trockenmasse auf Wurzel und Spross, und die weitere Aufteilung der oberirdischen Trockenmasse auf die vegetativen und generativen Organe, Blatt, Strunk bzw. Kopf, beeinflusst die weitere Entwicklung des Pflanzenbestandes. Zum einem ist die Transpiration und die Trockenmassebildung von der Blattfläche abhängig (Campbell und Norman, 1998; Jones, 1992), zum anderen korreliert die Wasseraufnahme eng mit dem Wurzelwachstum (Kage und Ehlers, 1996; Klepper, 1990; Klepper und Rickman, 1990; Klepper *et al.*, 1983).

Zur Modellierung der Ertragsbildung ist es daher zwingend notwendig, Aussagen über die Mechanismen der Trockenmassepartitionierung machen zu können. Der Einfluss der Wasserversorgung auf die Partitionierung der Trockenmasse ist für viele Pflanzenarten belegt (Cruz *et al.*, 1986; Huck *et al.*, 1986; Li *et al.*, 1994; Schulze, 1986b). Trockenstress führt dabei in der Regel zu einer Reduzierung des Blatt- und Intensivierung des Wurzelwachstums, so dass das Spross/Wurzel-Verhältnis abnimmt (Brouwer, 1983; Setter, 1990; Wilson, 1988). Die Ertragswirksamkeit der Anpassungsreaktionen hängt stark von Zeitpunkt und Ausmaß der limitierten Wasserversorgung ab (Campbell und Turner, 1990).

Da die Steuerungsmechanismen der Partitionierung und deren Wechselwirkungen mit der Umwelt noch nicht vollständig erklärt sind (Reynolds und Chen, 1996; Setter, 1990) gibt es auch eine Vielzahl von Modellansätzen, um diese zu beschreiben. Eine Übersicht bieten Marcelis (1993) oder Marcelis *et al.* (1998). Hierbei überwiegen die empirischen, beschreibenden Ansätze, die entweder von einem von der Entwicklung und ggf. auch von Umweltbedingungen abhängigen Partitionskoeffizienten ausgehen (Chapman *et al.*, 1993; Connor und Fereres, 1999; Grant, 1989; Kiniry *et al.*, 1992; Kleemola *et al.*, 1996; van den Broeck und Kabat, 1995) oder allometrisches Wachstum zwischen den einzelnen Organen unterstellen (Kage und Stützel, 1999; Pearsall, 1927; Stützel und Aufhammer, 1991a). Daneben gibt es aber auch noch Modellansätze, die von einem funktionalen Gleichgewicht zwischen den einzelnen Pflanzenorganen ausgehen (Wilson, 1988) oder die Partitionierung mit Blick auf eine

maximale Nutzung der Assimilate durch die Pflanze steuern (Chen und Reynolds, 1997; Reynolds und Chen, 1996).

Die Dominanz von empirischen Erklärungsansätzen spiegelt sich auch in den für Blumenkohl vorhandenen Partitionierungsansätzen wider, die entweder ganz (Kage *et al.*, 2000b; Kage und Stützel, 1999; Olesen und Grevsen, 2000) oder zumindest teilweise (Alt, 1999) auf empirisch abgeleiteten Annahmen beruhen. Der Einfluss von Trockenstress auf die Partitionierung wird in keinem der genannten Ansätze berücksichtigt.

Ziel dieses Teils der Arbeit ist es daher, anhand der Gefäß- und Feldversuchsdaten die Auswirkungen von Trockenstress auf die Partitionierung der Trockenmasse zu erfassen und diese mittels eines mathematischen Ansatzes zu beschreiben. Da im Hinblick auf den Wasserhaushalt nicht die Wurzeltrockenmasse sondern die Wurzelverteilung von Bedeutung ist (Klepper, 1990), wurde parallel zum Partitionierungsansatz auch ein Wurzelwachstumsmodell entwickelt.

5.2 Modellbeschreibung

Wurzelwachstum

Das Wurzelwachstum wurde mit dem Modellansatz von Kage *et al.* (2000b) berechnet, dessen wichtigste Gleichungen im folgenden kurz vorgestellt werden.

Die Wurzeltrockenmasse wird dabei in die Trockenmasse der Pfahlwurzel TM_{fR} [$\text{g} \cdot \text{Pflanze}^{-1}$] und die Trockenmasse der Feinwurzeln TM_{fR} [$\text{g} \cdot \text{Pflanze}^{-1}$] unterteilt. Der Ansatz unterstellt allometrisches Wachstum von Pfahlwurzel und oberirdischer Trockenmasse, TM_{S} [$\text{g} \cdot \text{Pflanze}^{-1}$] (Gl. 5.1), und dass ein konstanter Anteil, f_{fR} , des gesamten Trockenmassezuwachses, dTM_{ges}/dt [$\text{g} \cdot \text{Pflanze}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$], zur Bildung von Feinwurzeln genutzt wird (Gl. 5.2).

$$\ln(TM_{\text{fR}}) = o \cdot \ln(TM_{\text{S}}) + p \quad (5.1)$$

mit o : Schätzparameter [-]

p : Schätzparameter [-]

$$\frac{dTM_{\text{fR}}}{dt} = f_{\text{fR}} \cdot \frac{dTM_{\text{ges}}}{dt} \quad (5.2)$$

Der Zuwachs der Wurzellänge der Feinwurzeln, dWL/dt [$\text{cm} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$], ergibt sich aus der Multiplikation von dTM_{fr}/dt mit der spezifischen Wurzellänge SWL [$\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$]:

$$\frac{dWL}{dt} = SWL \cdot \frac{dTM_{fr}}{dt} \quad (5.3)$$

Die Durchwurzelungstiefe, z_r , wird mit einer expo-linearen Funktion in Abhängigkeit von der Temperatursumme beschrieben:

$$z_r = \begin{cases} z_r = z_{r0} \cdot e^{a_{zr} \cdot TS} & TS < TS_{zrcrit} \\ z_r = z_{zrcrit} + b_{zr} \cdot (TS - TS_{zrcrit}) & TS \geq TS_{zrcrit} \end{cases} \quad (5.4)$$

mit z_{r0} : Durchwurzelungstiefe bei Pflanzung [cm]

a_{zr} : Parameter [$^{\circ}\text{C}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$]

b_{zr} : Parameter [$\text{cm} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$]

z_{zrcrit} : Durchwurzelungstiefe zum Zeitpunkt des Wechsels von der exponentiellen in die lineare Wachstumsphase, $z_{zrcrit} = \frac{b_{zr}}{a_{zr}}$ [cm]

TS_{zrcrit} : Temperatursumme zum Zeitpunkt des Wechsels von der exponentiellen in die lineare Wachstumsphase, $TS_{zrcrit} = \frac{\ln\left(\frac{z_{zrcrit}}{z_{r0}}\right)}{a_{zr}}$ [$^{\circ}\text{C} \cdot \text{d}$]

Der Berechnung der mittleren Wurzellängendichte je Bodenschicht, WLD_{ave} [$\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$] (Gl. 5.6), liegt die Hypothese zu Grunde, dass die Wurzellängendichte exponentiell mit der Tiefe, z [cm], abnimmt:

$$WLD = WLD_0 \cdot e^{-k_r \cdot z} \quad (5.5)$$

mit WLD_0 : Wurzellängendichte an der Bodenoberfläche [$\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$]

k_r : Parameter, der den relativen Abfall der Wurzellängendichte mit der Tiefe beschreibt [cm^{-1}]

daraus folgt:

$$WLD_{ave[i]} = \frac{WLD_0 \cdot (e^{-k_r \cdot z_1} - e^{-k_r \cdot z_2})}{k_r \cdot (z_2 - z_1)} \quad (5.6)$$

mit z_1 : Abstand der oberen Grenze des Kompartiments zur GOF [cm]

z_2 : Abstand der unteren Grenze des Kompartiments zur GOF [cm]

Beobachtungen des Wurzelwachstums im Großgefäßversuch und Daten eines 1996 unter ähnlichen Bedingungen und mit ähnlichen Bewässerungsvarianten durchgeführten Vorversuchs zeigen, dass unter Trockenstress das Tiefenwachstum zunimmt (nicht gezeigte Daten), das Verhältnis von oberirdischer Trockenmasse zur Gesamtwurzellänge, TM_S/WL_{ges} , recht konstant ist (Abb. 5.1a) und dass die spezifische Wurzellänge bei Trockenstress abnimmt (Abb. 5.1b). Anhand dieser Ergebnisse wurde das Modell um einige Anpassungsreaktionen an Trockenstress erweitert. Es wird postuliert, dass diese erst auftreten, wenn das Mittel des mittleren Bodenwasserpotentials im Wurzelraum der letzten drei Tage, $\bar{\Psi}_{WR}$, einen kritischen Schwellenwert, Ψ_{WRW} , unterschreitet. Ψ_{WRW} wurde in Anlehnung an Jones *et al.* (1991) auf -63 [kPa], das mittlere Bodenwasserpotential bei Feldkapazität, festgelegt.

Während der exponentiellen Tiefenwachstumsphase, die in der Regel 20 bis 25 Tage nach Pflanzung beendet ist, wird von einer ausreichenden Wasserversorgung der Pflanzen ausgegangen, da in der Regel zur Pflanzung und kurz nach der Pflanzung wenn nötig eine Bewässerung erfolgt, um das Anwachsen der Kultur zu gewährleisten. Da der Transpirationsanspruch der Pflanzen aufgrund ihrer Größe bis zum 25. TNP sehr gering ist, wird davon ausgegangen, dass kein Trockenstress auftritt und deshalb werden keine Anpassungsreaktionen berücksichtigt. Tritt nach Ende der exponentiellen Tiefenwachstumsphase Trockenstress auf, erhöht sich b_{zr} und damit auch die Tiefenzuwachsrates in Abhängigkeit von $\bar{\Psi}_{WR}$:

$$b_{zr} = \begin{cases} b_{zr0} & \bar{\Psi}_{WR} \geq \Psi_{WRW} \\ b_{zr0} + f1_{b_{zr}} \cdot \left(\log(\Psi_{WRW}) - \log(\bar{\Psi}_{WR}) \right) & \bar{\Psi}_{WR} < \Psi_{WRW} \end{cases} \quad (5.7)$$

mit b_{zr0} : lineare Tiefenzuwachsrates bei ausreichender Wasserversorgung [$\text{cm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$]

$f1_{b_{zr}}$: Parameter [$\text{cm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$]

Die spezifische Wurzellänge sinkt zwischen Ψ_{WRW} und dem permanenten Welkepunkt linear bis auf den minimalen Wert von Null ab:

$$SWL = \begin{cases} SWL_0 & \bar{\Psi}_{WR} \geq \Psi_{WRW} \\ SWL_{red} & \Psi_{PWP} < \bar{\Psi}_{WR} < \Psi_{WRW} \\ 0 & \bar{\Psi}_{WR} \leq \Psi_{PWP} \end{cases} \quad (5.8)$$

mit SWL_0 : spezifische Wurzellänge bei ausreichender Wasserversorgung [$\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$]

SWL_{red} : Reduktionsfunktion der spezifischen Wurzellänge [$\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$]

$$SWL_{\text{red}} = \left(SLW_0 - \frac{SLW_0}{1.4} \cdot \left(\log(|\Psi_{\text{WRW}}|) - \log(|\bar{\Psi}_{\text{WR}}|) \right) \right)$$

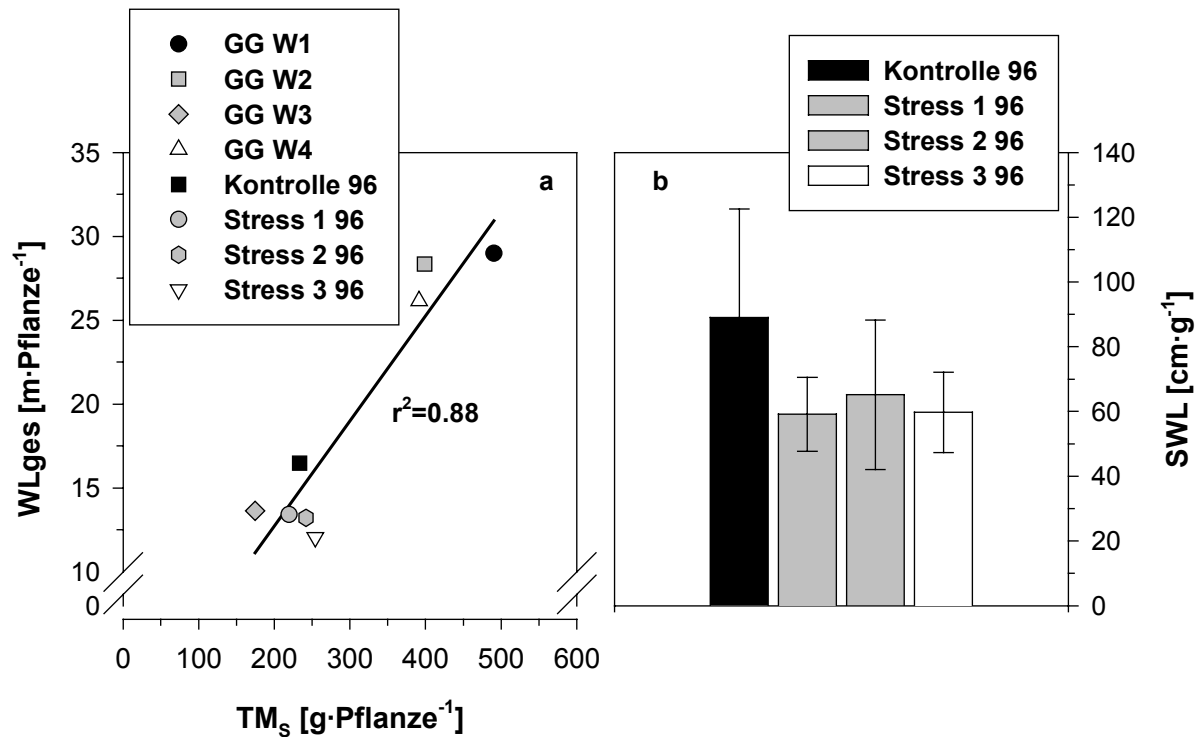


Abb. 5.1: a) Beziehung zwischen der Gesamtwurzellänge WL_{ges} und der oberirdischen Trockenmasse der Varianten des Großgefäßversuchs zum Kulturrende; die eingezeichnete Linie repräsentiert die Regressionsgerade. b) Zum Kulturrende gemessene, mittlere spezifische Wurzellängen der Varianten eines 1996 durchgeführten Vorversuchs.

Wenn das Verhältnis TM_s/WL_{ges} wie beobachtet konstant bleibt, muss sich mit abnehmender SWL f_{fr} proportional erhöhen. Unter dieser Annahme gilt:

$$f_{\text{fr}} = \frac{1}{\frac{TM_{\text{ges}}}{WL_{\text{ges}}} \cdot SWL} \quad (5.9)$$

Partitionierung der oberirdischen Trockenmasse

Die oberirdische Trockenmassezuwachsrate, dTM_s/dt , setzt sich aus den Trockenmassezuwachsrate der vegetativen Organe, dTM_{veg}/dt , und des generativen Organs, (Kopf) dTM_{gen}/dt , alle in der Einheit [$\text{g} \cdot \text{Pflanze}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$], zusammen:

$$\frac{dTM_S}{dt} = \frac{dTM_{veg}}{dt} + \frac{dTM_{gen}}{dt} \quad (5.10)$$

Mit Beendigung der Vernalisation ist der Kopf angelegt. Die Berechnung des Trockenmassezuwachses des Kopfes erfolgt in Anlehnung an Kage und Stützel (1999), wonach der Trockenmassezuwachs des Kopfes proportional zum gesamten oberirdischen Trockenmassezuwachs ist:

$$\frac{dTM_{gen}}{dt} = f_{gen} \cdot \frac{dTM_S}{dt} \quad (5.11)$$

Der Proportionalitätsfaktor f_{gen} wird durch eine logistische Wachstumsfunktion beschrieben:

$$f_{gen} = \frac{f_{gen0} \cdot f1_{fgen}}{f_{gen0} + (f1_{fgen} - f_{gen0}) \cdot e^{(-r_f \cdot TS_{NV})}} \quad (5.12)$$

mit TS_{NV} : Temperatursumme nach Beendigung der Vernalisation [$^{\circ}C^{-1} \cdot d^{-1}$]

f_{gen0} : proportionaler Anteil von dTM_{gen}/dt an dTM_S/dt bei $TS_{NV}=0$, [-]

$f1_{fgen}$: maximaler Anteil des oberirdischen Trockenmassezuwachses den dTM_{gen}/dt erreichen kann [-]

r_f : Zunahmerate von f_{gen} [$d^{-1} \cdot ^{\circ}C^{-1}$]

Aufgrund der Daten von Alt (1999) und Kage (1999, persönliche Mitteilung), die zeigen, dass der relative Anteil des Trockenmassezuwachses, der für das Kopfwachstum bereitgestellt wird, von den Wachstumsbedingungen der Pflanzen während der Vernalisation beeinflusst wird, wurde r_f in Abhängigkeit von der durchschnittlichen relativen Wachstumsrate der oberirdischen Trockenmasse während der Vernalisation, rgr_V [d^{-1}], berechnet (Gl. 5.13). Die Werte für f_{gen0} und f_{fgen} wurden von Kage und Stützel (1999) übernommen ($f_{gen0}=0.000215$, $f1_{fgen}=0.815$).

$$r_f = f1_{rf} \cdot rgr_V + f2_{rf} \quad (5.13)$$

Die Aufteilung von dTM_{veg}/dt in die Trockenmassezuwachsrates der Blätter, $dTM_{Blattges}/dt$, und in die des Strunkes, dTM_{Strunk}/dt , beide in [$g \cdot Pflanze^{-1} \cdot d^{-1}$] erfolgt nach dem von Kage und Stützel (1999) vorgestellten Ansatz, der auf den Annahmen von Stützel und Aufhammer (1991a) und Stützel *et al.* (1988) beruht, welche allometrisches Wachstum von Blättern und Strunk unterstellen:

$$\ln(TM_{Strunk}) = g \cdot \ln(TM_{Blattges}) + h \quad (5.14)$$

mit g : Parameter [-]

h : Parameter [-]

Daraus folgt:

$$\frac{dTM_{\text{Blattges}}}{dt} = \frac{dTM_{\text{veg}}}{dt} \cdot \frac{1}{1 + e^h \cdot g \cdot TM_{\text{Blattges}}^{g-1}} \quad (5.15)$$

$$\frac{dTM_{\text{Strunk}}}{dt} = \frac{dTM_{\text{veg}}}{dt} - \frac{dTM_{\text{Blattges}}}{dt} \quad (5.16)$$

Trockenmassebildung

Als Eingabegrößen zur Parametrisierung und Validierung der oben vorgestellten Modellansätze dienten die Zuwachsraten der oberirdischen Trockenmasse. Für die Feldversuche wurden diese durch die Anpassung einer von der Temperatursumme abhängigen expo-linearen Funktion an die gemessene oberirdische Gesamttrockenmasse berechnet (GL. 5.17).

Die Trockenmasseentwicklung der Gefäßversuche wurde mit einem auf der Transpirationsnutzungseffizienz, TUE, und der aktuellen Transpiration, T_{akt} , der Pflanzen bestimmten Modellansatz beschrieben (Gl. 5.18) (Campbell und Norman, 1998). Auf eine Korrektur der Transpiration um SD, wie sie von Bierhuizen und Slatyer (1965) vorgeschlagen wird, wurde verzichtet, da dies an Tagen mit einem niedrigen SD_{ave} zu einer deutlichen Überschätzung des Trockenmassezuwachses führte und dadurch der zeitliche Verlauf der Trockenmasseproduktion nicht hinreichend genau beschrieben werden konnte.

$$\frac{dTM_S}{dt} = \begin{cases} f1_{TMS} \cdot Temp \cdot TM_S & TS \leq TS_{TMS} \\ f2_{TMS} \cdot Temp & TS > TS_{TMS} \end{cases} \quad (5.17)$$

mit: $f1_{TMS}$: Parameter [$d \cdot ^\circ C^{-1}$]

$f1_{TMS}$: Parameter [$g \cdot (^\circ C \cdot d)^{-1}$]

TS_{TMS} : Temperatursumme ab der dTM_S/dt von der exponentiellen in die lineare Phase wechselt, lässt sich analog zu Gl. 5.4 aus den Parametern $f1_{TMS}$, $f2_{TMS}$ und dem Gewicht der Pflanzen am Pflanztag errechnen [$^\circ C \cdot d^{-1}$]

$$\frac{dTM_s}{dt} = T_{akt} \cdot TUE \quad (5.18)$$

Anhand der Daten des Kleingefäßversuchs wurde ein auf einer variablen TUEbasierender Modellansatz zur Beschreibung der Trockenmasseproduktion entwickelt. Dabei wird die TUE in Abhängigkeit vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum berechnet:

$$TUE = \begin{cases} TUE_0 & \Psi_{WR} > \Psi_{WRTUE1} \\ TUE_0 + f1_{TUE} \cdot (\log(|\Psi_{WR}|) - \log(|\Psi_{WRTUE1}|)) & \Psi_{WRTUE1} > \Psi_{WR} > \Psi_{WRTUE2} \\ TUE_{max} - f2_{TUE} \cdot (\log(|\Psi_{WR}|) - \log(|\Psi_{WRTUE2}|)) & \Psi_{WRTUE2} > \Psi_{WR} \end{cases} \quad (5.19)$$

mit TUE_0 : Transpirationsnutzungseffizienz bei optimaler Wasserversorgung, aufgrund eines Vorversuches auf $4.2 [g \cdot l^{-1}]$ festgelegt

TUE_{max} : maximal mögliche Transpirationsnutzungseffizienz $[g \cdot l^{-1}]$

Ψ_{WRTUE1} : Bodenwasserpotential ab dem es aufgrund der Stomataregulierung zu einer Einschränkung der Transpiration kommt, entspricht Ψ_{WRT} , Kapitel 4 [kPa]

Ψ_{WRTUE2} : Bodenwasserpotential bei dem TUE_{max} erreicht wird

$$\Psi_{WRTUE2} = 10^{\left(\frac{TUE_{max} - TUE_0}{f1_{TUE}} \cdot \log(|\Psi_{WRTUE1}|) \right)} \quad [kPa]$$

$f1_{TUE}$: Parameter $[g \cdot l^{-1}]$

$f2_{TUE}$: Parameter $[g \cdot l^{-1}]$

Der Ansatz beruht auf folgenden Annahmen:

Mäßiger Trockenstress ($\Psi_{WRTUE1} > \Psi_{WR} > \Psi_{WRTUE2}$) führt nur zu einer Erhöhung des stomatären Widerstandes und nicht zu einer Verminderung der Assimilationskapazität der Pflanzen. Da aber ein höherer Stomatawiderstand die Transpiration stärker einschränkt als die CO_2 -Aufnahme (Ehlers, 1997), erhöht sich die TUE. Bei stärkerem Trockenstress ($\Psi_{WR} < \Psi_{WRTUE2}$) kommt es auch zu einer Beeinträchtigung der Assimilationskapazität der Pflanzen (Kaiser, 1987; Schulze, 1986a), so dass die TUE wieder sinkt. Gestützt werden diese Annahmen durch im Gefäßversuch 1997 an den Blättern durchgeführte Gaswechsellmessungen (Abb. 5.2). Auch bei der aus den Messdaten berechneten relativen aktuellen Transpirationsnutzungseffizienz,

$TUE_{instrel}$, kommt es bei mäßigem Trockenstress zunächst zu einer deutlichen Erhöhung, mit fortschreitendem Trockenstress fällt die TUE dann aber deutlich ab.

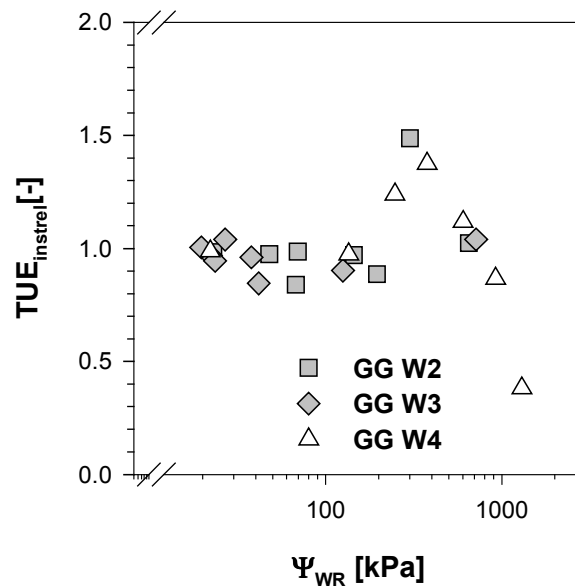


Abb. 5.2: Relative aktuelle Transpirationsnutzungseffizienz, $TUE_{instrel}$, in Abhängigkeit vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum, Ψ_{WR} , des Großgefäßversuchs 1997 (Mittelwerte der Varianten)

Wasserhaushalt

Die Quantifizierung der Auswirkungen der Wasserversorgung auf die Partitionierung der Trockenmasse setzt Informationen über die Wasserversorgung der Pflanzen voraus. Aufgrund der zeitlich und räumlich hochaufgelösten Messungen können diese für die Gefäßversuche direkt aus den Messdaten abgeleitet werden. Für die Feldversuche ist dies aufgrund der größeren zeitlichen Messabstände und der Ausdehnung des Wurzelraumes über die Messtiefe der Wassergehalte hinaus nicht möglich. Daher wurde zur Beschreibung der Wasserdynamik der Feldversuche ein Wasserhaushaltsmodell verwendet, welches im folgenden kurz vorgestellt wird.

Die Berechnung der potentiellen ebenso wie der aktuellen Evapotranspiration, ET_{pot} bzw. ET_{akt} , erfolgt in der zeitlichen Auflösung von einer Stunde mit der Penman-Monteith-Gleichung (Monteith, 1965) :

$$\lambda \cdot ET_x = \frac{\Delta \cdot R_n + \rho \cdot c_p (e_s - e_a) / r_a}{\Delta + \gamma (1 + r_{cx} / r_a)} \quad (5.20)$$

mit ET: Evapotranspiration [$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]

R_n : Nettostrahlung an der Bestandesobergrenze [$\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]

ρ : Dichte der Luft [$\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$]

c_p : spezifische Wärmekapazität der Luft [$\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$]

e_s : Sättigungsdampfdruck der Luft [kPa]

e_a : aktueller Dampfdruck der Luft [kPa]

r_c : Bestandeswiderstand [$\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$]

r_a : aerodynamischer Widerstand [$\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$]

Δ : Steigung der Wasserdampfsättigungskurve [$\text{kPa}\cdot\text{K}^{-1}$]

γ : Psychrometerkonstante [$\text{kPa}\cdot\text{K}^{-1}$]

λ : latente Verdunstungsenergie von Wasser [$\text{MJ}\cdot\text{kg}^{-1}$]

x : Index für die potentielle $x=\text{pot}$ oder aktuelle $x=\text{akt}$ Evapotranspiration

Die Größen ρ , c_p , r_a , Δ , γ und λ wurden aus den stündlich erfassten Wetterdaten nach den FAO-Richtlinien (Smith, 1992) errechnet, wobei bei der Berechnung von r_a die Berechnung der Bestandeshöhe, h , nach Röhrig (1999) erfolgte.

Der Bestandeswiderstand r_{c_x} ergibt sich nach Stockle *et al.* (1994) aus dem mittleren stomatären Widerstand r_{s_x} und dem Blattflächenindex, LAI:

$$r_{c_x} = \begin{cases} r_{s_x} & \text{LAI} \leq 1 \\ r_{s_x} / \text{LAI} & 1 < \text{LAI} \leq 2 \\ r_{s_x} / 2 - (r_{s_x} / 2 - r_{s_x} / 3) \cdot (\text{LAI} - 2) / 4 & 2 < \text{LAI} \leq 6 \\ r_{s_x} / 3 & \text{LAI} > 6 \end{cases} \quad (5.21)$$

Für die Berechnung von $r_{c_{\text{pot}}}$, entspricht $r_{s_{\text{pot}}}$ $r_{s_{\text{min}}}$, der nach der in Kapitel 4 vorgestellten Beziehung in Abhängigkeit von der PAR berechnet wird (Abb. 4.6). Bei der Berechnung von $r_{c_{\text{akt}}}$ wird $r_{s_{\text{akt}}}$ in Anlehnung an Gl. 4.4 und Gl. 4.5 in Abhängigkeit vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum berechnet. Allerdings erfolgt die Berechnung des mittleren Bodenwasserpotentials im Wurzelraum und des kritischen mittleren Bodenwasserpotentials für die Stomataregulierung für die Feldversuche, Ψ_{WR} bzw. Ψ_{WRs} , etwas anders als für die Gefäßversuche. Aufgrund der größeren Heterogenität des Bodens und der damit einhergehenden größeren Variation der Durchwurzelung mit der Tiefe wird Ψ_{WR} für die Feldversuche in Abhängigkeit von der Durchwurzelungsintensität berechnet:

$$\Psi_{WR} = \Psi_{B[i]} \cdot \frac{WL_{[i]}}{WL_{ges}} \quad (5.22)$$

mit $\Psi_{B[i]}$: Bodenwasserpotential im Bodenkompartment i [kPa]

$WL_{[i]}$: Wurzellänge im Bodenkompartment i [$\text{cm} \cdot \text{cm}^{-2}$]

WL_{ges} : Gesamtwurzellänge [$\text{cm} \cdot \text{cm}^{-2}$]

Die Berechnung von Ψ_{WRs} erfolgt zwar in Anlehnung an Gl. 4.5 in Abhängigkeit vom Transpirationsanspruch, allerdings wird dieser, da für die Feldversuche für jede Variante berechenbar, durch die potentielle Transpiration charakterisiert:

$$\log(\Psi_{WRs}) = f1_{WRs} + \frac{f2_{WRsF}}{T_{pot}} \quad (5.23)$$

mit $f1_{WRs}$: Schätzparameter, anhand der Daten des Großgefäßversuches auf 2.23 festgelegt (vgl. Abb. 4.7)

$f2_{WRsF}$: Parameter [$\text{mm} \cdot \text{d}^{-1}$]

Die Aufteilung der Evapotranspiration in Transpiration, T [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$] (Gl. 5.24), und Evaporation, E [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$] (Gl. 5.25 und 5.26), erfolgt nach dem Ansatz von Ritchie (1972).

Der Extinktionskoeffizient für Globalstrahlung, k_{RG} , wurde im Feldversuch 1997 bestimmt und beträgt 0.52. E_{akt} wird in Anlehnung an Beese *et al.* (1978) mit einem Faktor f_{evap} , der vom Bodenwasserpotential in den obersten 0.05 m, $\Psi_{B[0-5]}$, abhängt, korrigiert (Gl. 5.26). Dabei wird unterstellt, dass es ab einem Bodenwasserpotential von –60 kPa zu einer Einschränkung der Evaporation kommt und diese dann linear bis zum permanenten Welkepunkt abfällt (Gl. 5.27).

$$T_x = (1 - e^{-k_{RG} \cdot LAI}) \cdot ET_x \quad (5.24)$$

$$E_{pot} = ET_{pot} - ((1 - e^{-k_{RG} \cdot LAI}) \cdot ET_{pot}) \quad (5.25)$$

$$E_{akt} = f_{evap} \cdot (ET_{akt} - ((1 - e^{-k_{RG} \cdot LAI}) \cdot ET_{akt})) \quad (5.26)$$

$$f_{evap} = \begin{cases} 1 & -0.71 \cdot \log(\Psi_{B[0-5]}) + 2.99 \geq 1 \\ -0.71 \cdot \log(\Psi_{B[0-5]}) + 2.99 & 1 > -0.71 \cdot \log(\Psi_{B[0-5]}) + 2.99 > 0 \\ 0 & -0.71 \cdot \log(\Psi_{B[0-5]}) + 2.99 \leq 0 \end{cases} \quad (5.27)$$

Bei der Modellierung des Bodenwasserhaushalts wird von einem in horizontaler Richtung homogenen und ebenen Boden ausgegangen, so dass nur die vertikalen Wassertransportvorgänge berücksichtigt werden müssen. Die vertikale Wasserbewegung im Boden lässt sich mit der Richards-Gleichung beschreiben:

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \cdot \left[D_w(\theta) \cdot \left(\frac{\partial \theta}{\partial z} \right) + k(\theta) \right] \quad (5.28)$$

mit θ : volumetrischer Wassergehalt [$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$]

t : Zeit [s],

z : Tiefe unter GOF [cm]

D_w : Diffusivität von Wasser im Boden [$\text{cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$]

$k(\theta)$: ungesättigte Wasserleitfähigkeit [$\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$]

Die Ableitung von Gl. 5.28 findet sich in Lehrbüchern von Hartge und Horn (1991) und Hillel (1971). Erweitert um einen Senkenterm für die Wasseraufnahme der Pflanzen, $S(z,t)$, ergibt sich

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \cdot \left[D_w(\theta) \cdot \left(\frac{\partial \theta}{\partial z} \right) + k(\theta) \right] - S(z,t) \quad (5.29)$$

Zur Lösung von Gl. 5.29 wird ein von Kage (1992) entwickelter und in Turbo-Pascal programmierter numerischer Lösungsansatz verwendet.

Die Beschreibung des Zusammenhanges zwischen volumetrischem Bodenwassergehalt und dem Bodenwasserpotential (pF-Kurve), der Abhängigkeit der hydraulischen Wasserleitfähigkeit, k , von θ bzw. Ψ_B und der Beziehung zwischen der Diffusivität vom Wasser im Boden, D_w , und θ , welche für den Lösungsansatz benötigt werden, erfolgte mittels der van Genuchten – Mualem Gleichungen (Genuchten, 1980; Genuchten und Nielsen, 1985; Wösten und van Genuchten, 1988). Deren Parameter wurden mit dem Programm RETC (Wösten und van Genuchten, 1988) geschätzt (Tab. 5.1). Als Datengrundlage dienten von Pagel (1990, mündliche Mitteilung) anhand von Stechzylinderproben für einzelne Bodenschichten des Standortes bestimmte volumetrische Bodenwassergehalte, Bodenwasserpotentiale und gesättigte Wasserleitfähigkeiten. Anhand der pF-Kurven wurde für jede Schicht der volumetrische Bodenwassergehalt am permanenten Welkepunkt, θ_{PWP} [$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$] bestimmt.

Der Senkenterm wird in Abhängigkeit von der Transpiration, der mittleren Wurzellängendichte in dem betreffenden Kompartiment und dem volumetrischen Wassergehalt des Kompartimentes berechnet. Als erstes wird dazu, basierend auf einem quasistationären Modellansatz, der auf einem von Nye und Tinker (1977) vorgestellten Einzelwurzelmodell beruht (Gl. 5.30), die maximal mögliche Wasseraufnahme der Wurzeln, I_{\max} [$\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$], für das betreffende Kompartiment errechnet (Gl. 5.31). Der relative Anteil, den die Wurzeln einer Bodenschicht zur gesamten Wasseraufnahme leisten, I_{rel} , ergibt sich aus dem Verhältnis der maximal möglichen Aufnahme des Kompartimentes zur maximal möglichen Gesamtaufnahme (Gl. 5.32).

Tab. 5.1: Parameter der van Genuchten - Mualem Gleichungen für die einzelnen Bodenschichten, θ_r : volumetrischer Restbodenwassergehalt, θ_s : volumetrischer Bodenwassergehalt bei Sättigung, α, n und l : Parameter, k_s : gesättigte Wasserleitfähigkeit im Boden; der nicht dargestellte aber ebenfalls benötigte Parameter m ergibt sich aus $1-1/n$

| Tiefe [m] | θ_r [$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$] | θ_s [$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$] | α [cm^{-1}] | n | l | k_s [$\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$] |
|--------------|------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|----------------------------------|---------|-----|----------------------------------------------|
| 0-30 | 0.02 | 0.50111 | 0.10575 | 1.30101 | 0.5 | 121 |
| 30-60 | 0.02 | 0.36486 | 0.03661 | 1.29044 | 0.5 | 77 |
| 60-80 | 0.02 | 0.40866 | 0.10763 | 1.28845 | 0.5 | 191 |
| 80-100 | 0.02 | 0.42962 | 0.12133 | 1.29533 | 0.5 | 205 |
| 100-200 | 0.02 | 0.39300 | 0.02900 | 1.3100 | 0.5 | 221 |

$$x_{[i]} = \frac{1}{\sqrt{\pi \cdot \text{WLD}_{\text{ave}[i]}}} \quad (5.30)$$

mit $x_{[i]}$: Radius eines Einzelwurzelzylinders bei gleichmäßig verteilter, paralleler Anordnung der Wurzeln im Bodenkompartment i [cm]

$$I_{\max[i]} = \frac{(\theta_{[i]} - \theta_{\text{PWP}}) \cdot 2 \cdot \pi \cdot D_{w[i]}}{\ln\left(\frac{x_{[i]}}{1.65} \cdot a\right)} \quad (5.31)$$

mit $I_{\max[i]}$: maximal mögliche Wasseraufnahme der Wurzeln für das Bodenkompartment i [$\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$]

- a: Wurzelradius 0.02 [cm]
 $\theta_{[i]}$: volumetrischer Wassergehalt des Bodenkompartment i [$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$]
 θ_{PWP} : volumetrischer Wassergehalt am permanenten Welkepunkt [$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$]
 $D_{w[i]}$: Diffusivität von Wasser im Boden im Bodenkompartment i [$\text{cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$]

$$I_{\text{rel}[i]} = \frac{I_{\text{max}[i]}}{I_{\text{max}[i]}} \quad (5.32)$$

Da ferner davon ausgegangen wird, dass die aktuelle Wasseraufnahme der Pflanzen der aktuellen Transpiration entspricht, aber maximal $\Sigma I_{\text{max}[i]}$ beträgt, ergibt sich:

$$S(t,z)_{[i]} = \begin{cases} I_{\text{rel}[i]} \cdot T_{\text{akt}} & T_{\text{akt}} \leq I_{\text{max}[i]} \\ I_{\text{rel}[i]} \cdot I_{\text{max}[i]} & T_{\text{akt}} > I_{\text{max}[i]} \end{cases} \quad (5.33)$$

Die Berechnungen wurden für den Profilabschnitt von 0-2 m Tiefe unter GOF durchgeführt, wobei der Profilabschnitt in 21 Kompartimente aufgeteilt wurde, von denen die obersten beiden 0.05 m und die restlichen 0.1 m mächtig waren. Als untere Randbedingung wurde ein Nullgradient der Wassergehalte zwischen dem letzten Kompartiment des Profilabschnittes und des darunter liegenden Bodens angenommen. Die zur Berechnung der Evapotranspiration benötigten Blattflächenindizes wurden mit einer an die jeweiligen Messdaten angepassten logistischen Wachstumsfunktion beschrieben. Die Bestimmtheitsmaße zwischen den gemessenen und interpolierten Blattflächenindizes lagen für alle Versuchsglieder über 0.95.

Blattbildung und Vernalisation

Die Blattbildung und Vernalisation wird analog zu Kage und Stützel (1999) beschrieben, wonach die Anzahl der Blätter $> 1\text{cm}$ anhand einer expo-linearen Funktion der Temperatursumme, TS, und der Parameter k_1 und k_2 berechnet wird. Die Werte von k_1 und k_2 sind $0.00297(\pm 0.00481)$ bzw. $0.0374(\pm 0.00277)$ für die Gefäßversuche und $0.00308(\pm 0.00494)$ bzw. $0.0329(\pm 0.00173)$ für die Feldversuche (vgl. Kapitel 6).

Parametrisierung

Die Parametrisierung des Wasserhaushalts- und des Wurzelwachstumsmodells erfolgte in einem iterativen Verfahren, wobei jeweils die zu schätzenden Parameter des Wurzelwachstumsmodells bzw. des Wasserhaushaltsmodells getrennt geschätzt wurden, bis keine signifikanten Veränderungen der Parameter mehr auftraten.

Die Parametrisierung der Funktionen zur Partitionierung der oberirdischen Trockenmasse erfolgte anhand der Daten der Gefäßversuche und des Feldversuchs 1996, ihre Evaluierung mit den Daten der Feldversuche 1995 und 1997. Eine Übersicht der innerhalb dieses Kapitels geschätzten Parameter und deren Datengrundlage gibt Tab. 5.2.

Tab. 5.2: Übersicht der innerhalb dieses Kapitels geschätzten Parameter und der zur Parametrisierung verwendeten Daten

| Parameter | Gleichung | Zur Parametrisierung verwendete Daten |
|--------------------------------------|-----------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| $f1_{bzt}$ | 5.7 | Wurzeldaten FV96 W1, FV96 W2, FV96 W3 |
| SWL_0 | 5.8 | Wurzeldaten FV96 W1 |
| $f1_{rf}, f2_{rf}$ | 5.13 | Kopftrockenmassen GG W1, GG W2, GG W3, GG W4, KG W1, KG W2, FV96 W1, FV96 W2, FV96 W3 |
| g, h | 5.13 | Blatt- und Strunktrockenmassen GG W1, GG W2, GG W3, GG W4, KG W1, KG W2, FV96 W1, FV96 W2, FV96 W3 |
| $f1_{TMS}, f2_{TMS}$ | 5.17 | jeweils die oberirdischen Trockenmassen der einzelnen Varianten der Feldversuche |
| $TUE_{max},$ $f1_{TUE}, f2_{TUE}$ | 5.19 | Oberirdische Trockenmassen KG W1, KG W2 |
| $f2_{WRrsF}$ | 5.23 | Bodenwassergehalte FV95 W1, FV95 W2 |

5.3 Ergebnisse

Mit dem TUE-basierten Modellansatz (Gl. 5.18) ebenso wie mit der expo-linearen Funktion (Gl. 5.17), ließ sich die oberirdische Trockenmasseproduktion der einzelnen Varianten der Gefäß- bzw. der Feldversuche sehr gut beschreiben (Abb. 5.3). Die geschätzten Werte für die Parameter TUE_{max} , $f1_{TUE}$ und $f2_{TUE}$ lauten $6.74(\pm 0.049)$, $14.6(\pm 3.92)$ bzw. $5.23(\pm 0.283)$. Die Parameter der Funktionen der Feldversuche stehen in Tab. 5.3.

Da es aufgrund der Witterung 1996 nur zu einer geringen Ausprägung von Trockenstress kam (Abb. 5.5), erfolgte die Parametrisierung von Gl. 5.23 des Wasserhaushaltsmodells anhand der Wassergehalte des Feldversuchs 1995, da es in diesem Jahr aufgrund der Witterung zu einer deutlicheren Ausprägung von Trockenstress gekommen war. Für $f2_{WRrsF}$ (Gl. 5.23) ergab sich ein Wert von $1.048 (\pm 0.3897)$. Der

höchste berechnete Wert von Ψ_{WRs} beträgt -186 [kPa] (FV95 W1, 46. TNP, 12h). Die maximal berechnete aktuelle Transpirationsrate beträgt 8.0 [mm·d⁻¹] (FV96, 55.TNP). Die insgesamt berechnete verbrauchte Wassermenge liegt zwischen 238 und 150 [l·m⁻²] und damit in einem Bereich, wie er auch von Hartmann *et al.* (1989a) für Blumenkohl angegeben wird.

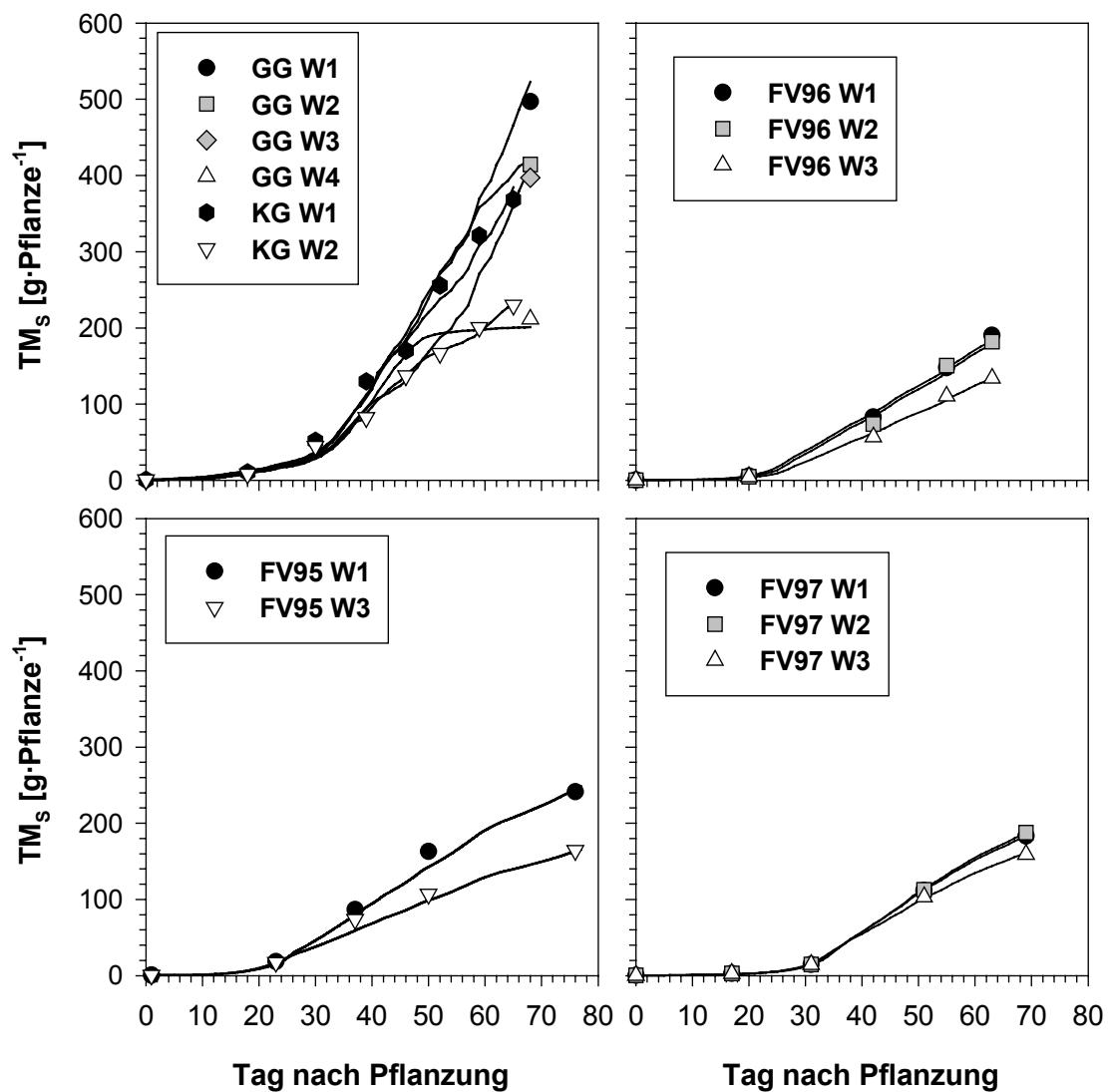


Abb. 5.3: Zeitlicher Verlauf der oberirdischen Trockenmasseentwicklung der zur Parametrisierung (obere Abbildungen) und Validierung (untere Abbildungen) benutzten Versuche ($r^2 > 0.98$ für alle Varianten); Symbole repräsentieren die Messwerte, Linien die mit Gl. 5.17 für die Feldversuche bzw. mit Gl. 5.18 für die Gefäßversuche berechneten Verläufe

Mit dem Wasserhaushaltsmodell kann der zeitliche Verlauf der Bodenwassergehalte und somit die Wasserdynamik im Boden hinreichend genau beschrieben werden (Abb. 5.4, Abb. 5.5, Abb. 5.6). Die tendenzielle Überschätzung der Wassergehalte

(Tab. 5.4) könnte an einer leichten Überschätzung der maximalen Aufnahmerate I_{\max} durch den quasistationären Einzelwurzelmodellansatz (Gl. 5.31) liegen. Nicht berücksichtigte Gradienten von θ und damit auch von $k(\theta)$ innerhalb des Zylinders können zu einer Überschätzung von I_{\max} führen (Kage, 1992). Ferner könnte eine bei Austrocknung des Bodens auftretende Verminderung der Kontaktfläche zwischen Wurzel und Boden ebenfalls zu einer nicht berücksichtigten Verminderung der Wasseraufnahme führen (Herkelrath *et al.*, 1977). Allerdings beruhen die eher mäßigen Bestimmtheitsmaße (Tab. 5.4) zum einen auf der starken Heterogenität des Standortes, welche zu Variationskoeffizienten der Messwerte von über 40% führte, und zum anderen auf der teilweise geringen Variation der Wassergehalte.

Tab. 5.3: Geschätzte Parameter der expo-linearen Funktion zur Beschreibung des oberirdischen Trockenmassezuwachses der Feldversuche (Gl. 5.17). Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler.

| Versuch | Variante | $f1_{TMS}$ | $f2_{TMS}$ |
|---------|----------|---------------------------|-----------------------|
| FV95 | W1 | 0.1222 (± 0.00324) | 0.881 (± 0.053) |
| | W2 | 0.1311 (± 0.00684) | 0.562 (± 0.053) |
| FV96 | W1 | 0.1354 (± 0.00184) | 0.854 (± 0.038) |
| | W2 | 0.1262 (± 0.00165) | 0.874 (± 0.040) |
| | W3 | 0.1251 (± 0.00241) | 0.616 (± 0.038) |
| FV97 | W1 | 0.0093 (± 0.00036) | 0.767 (± 0.012) |
| | W2 | 0.0092 (± 0.00035) | 0.792 (± 0.012) |
| | W3 | 0.00963 (± 0.00045) | 0.648 (± 0.011) |

Trockenstress führt zu einer Erhöhung der Tiefenzuwachsrates des Wurzelsystems (Abb. 5.7). Mit dem von Kage *et al.* (2000b) übernommenen Wert von 0.00394 für a_{zr} , und durch die Anpassung des Parameters b_{zr} (Gl. 5.4) an die Wasserversorgung der Pflanzen (Gl. 5.7) mit $b_{zr0}=0.107$, von Kage *et al.* (2000) angegebener Wert für ungestresste Pflanzen, und $f2_{bzr}=0.4404(\pm 0.24336)$, konnte dies für die Varianten FV96 W1 und FV96 W3 gut beschrieben werden (Abb. 5.7). Für die Variante FV96 W2 ergab sich allerdings nur ein Bestimmtheitsmaß von 0.24.

Auch die Wurzelverteilung innerhalb des Profils konnte durch den vorgestellten Modellansatz gut beschrieben werden (Tab. 5.5). Anhand der Daten der optimal bewässerten Variante 1996 FV96 W1 und unter Festsetzung von f_{fr} auf 0.117, von Kage et al. (2000) angegebener Wert für ungestresste Pflanzen, wurde SWL_0 auf $6434(\pm 370)$ $[cm \cdot g^{-1}]$ geschätzt, da sich mit der im Großgefäßversuch 1996 ermittelten SWL der Kontrolle kein zufriedenstellendes Ergebnis erreichen ließ. Daraus ergibt sich $TM_S/WL_{ges}=0.001328$ $[g \cdot cm^{-1}]$. Die Werte der Parameter o und p 0.9501 bzw. -2.221 wurden von Kage et al. (2000) übernommen, da sich mit ihnen eine gute Übereinstimmung ($r^2=0.75$) zwischen gemessenen und berechneten Pfahlwurzelmassen des Großgefäßversuch ergab und kein Einfluss der Wasserversorgung auf diese Beziehung zu erkennen war (nicht gezeigte Daten).

Die Unterschiede in der Kopftrockenmasse, TM_{gen} (Abb. 5.8), beruhen zum einem auf einer schnelleren Zunahme des relativen Anteils von TM_{gen} am gesamten Trockenmassezuwachs, was an den unterschiedlichen Werten von r_f (Tab. 5.6) für die einzelnen Varianten deutlich wird, und zum anderen auf den unterschiedlichen Trockenmassezuwächsen zum Kulturende (Abb. 5.3).

Tab. 5.4: Steigung, Y_1 , y-Achsenabschnitt, Y_2 , Bestimmtheitsmaß, r^2 , sowie Anzahl der verwendeten Datenpunkte, n , der Regressionsgeraden zwischen den gemessenen (y-Achse) und simulierten (x-Achse) Wassergehalten der Feldversuche; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Versuch | Variante | Y1 | Y2 | r^2 | n |
|---------|----------|-----------------------|-----------------------|-------|-----|
| FV95 | W1 | 0.807(± 0.0919) | 0.041(± 0.0116) | 0.76 | 57 |
| | W2 | 0.915(± 0.0690) | 0.004(± 0.0108) | 0.73 | 67 |
| | gesamt | 0.947(± 0.0729) | 0.007(± 0.0472) | 0.77 | 124 |
| FV96 | W1 | 0.726(± 0.0966) | 0.081(± 0.0193) | 0.49 | 60 |
| | W2 | 0.765(± 0.0983) | 0.045(± 0.0187) | 0.51 | 60 |
| | W3 | 0.903(± 0.0885) | 0.014(± 0.0163) | 0.64 | 60 |
| | gesamt | 0.898(± 0.0639) | 0.028(± 0.0122) | 0.53 | 180 |
| FV97 | W1 | 0.631(± 0.1407) | 0.072(± 0.0339) | 0.35 | 38 |
| | W2 | 0.733(± 0.1116) | 0.040(± 0.0260) | 0.54 | 38 |
| | W3 | 0.735(± 0.1139) | 0.038(± 0.0264) | 0.53 | 38 |
| | gesamt | 0.733(± 0.0679) | 0.044(± 0.0159) | 0.50 | 116 |

Tab. 5.5: Steigung, Y_1 , y-Achsenabschnitt, Y_2 , Bestimmtheitsmaß, r^2 , sowie Anzahl der verwendeten Datenpunkte, n , der Regressionsgeraden zwischen den gemessenen und simulierten Wurzellängendichten der Bodenschichten unterhalb 0.3 m des Feldversuches 1996; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Variante | Y_1 | Y_2 | r^2 | n |
|----------|-----------------------|-----------------------|-------|-----|
| FV96 W1 | 0.954(± 0.0581) | 0.000(± 0.0134) | 0.86 | 35 |
| FV96 W2 | 0.683(± 0.0983) | 0.043(± 0.0623) | 0.75 | 35 |
| FV96 W3 | 0.868(± 0.0849) | 0.024(± 0.0153) | 0.79 | 35 |
| gesamt | 0.831(± 0.0396) | 0.023(± 0.0085) | 0.80 | 105 |

Es besteht eine Beziehung zwischen den Werten von r_f und den durchschnittlichen Wachstumsraten während der Vernalisation der einzelnen Varianten (Abb. 5.9). Unter Berücksichtigung dieser Beziehung konnte mit dem vorgestellten Modellansatz (Gl. 5.12) die Kopftrockenmasseentwicklung aller Varianten gut beschrieben werden (Tab. 5.7).

Trotz der zum Teil stark differierenden Wasserversorgung der einzelnen Varianten ließ sich die Aufteilung der vegetativen Trockenmasse in Blatt und Strunk für alle Varianten mit dem an den Gefäßversuchen und FV96 erstellten Parametersatz beschreiben (Abb. 5.10 Tab. 5.7).

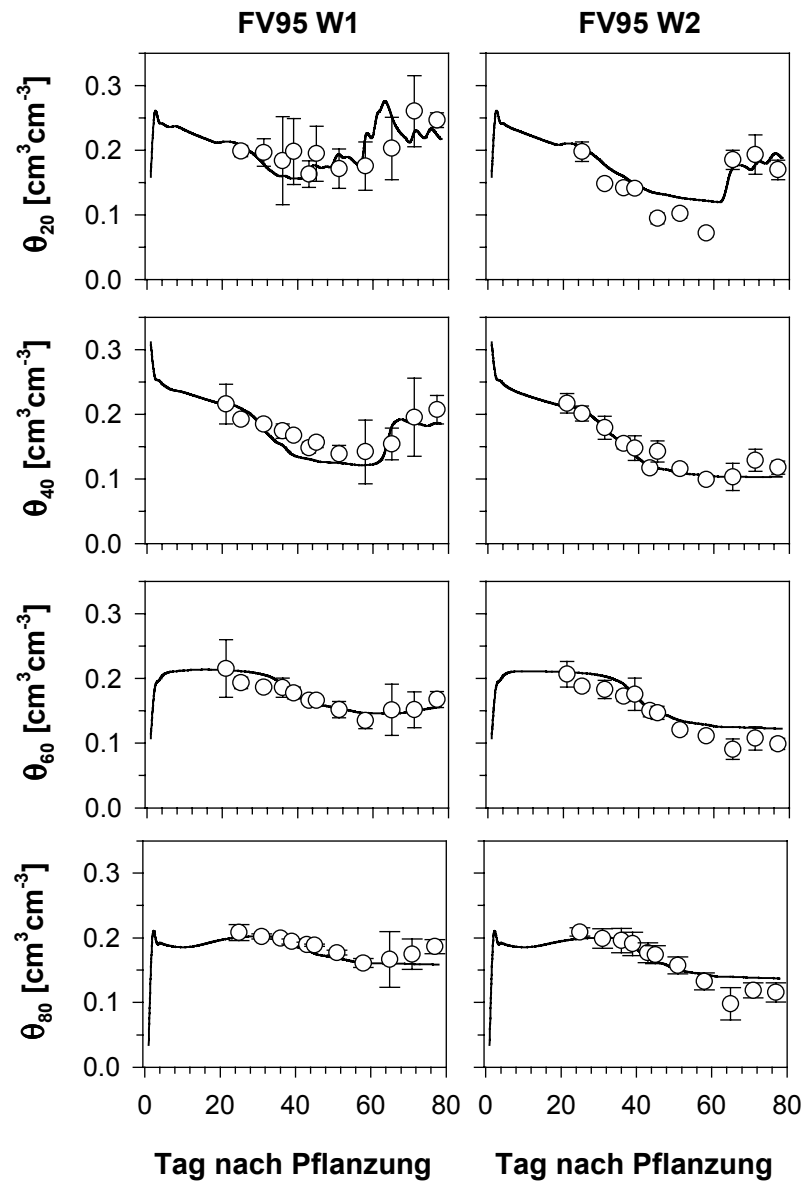


Abb. 5.4: Zeitlicher Verlauf der Bodenwassergehalte der Varianten des Feldversuches 1995 in 0.2, 0.4, 0.6, und 0.8 m Tiefe θ_{20} , θ_{40} , θ_{60} bzw. θ_{80} ; Symbole repräsentieren die Messwerte, Fehlerbalken deren Standardabweichung und Linien die Modellrechnungen

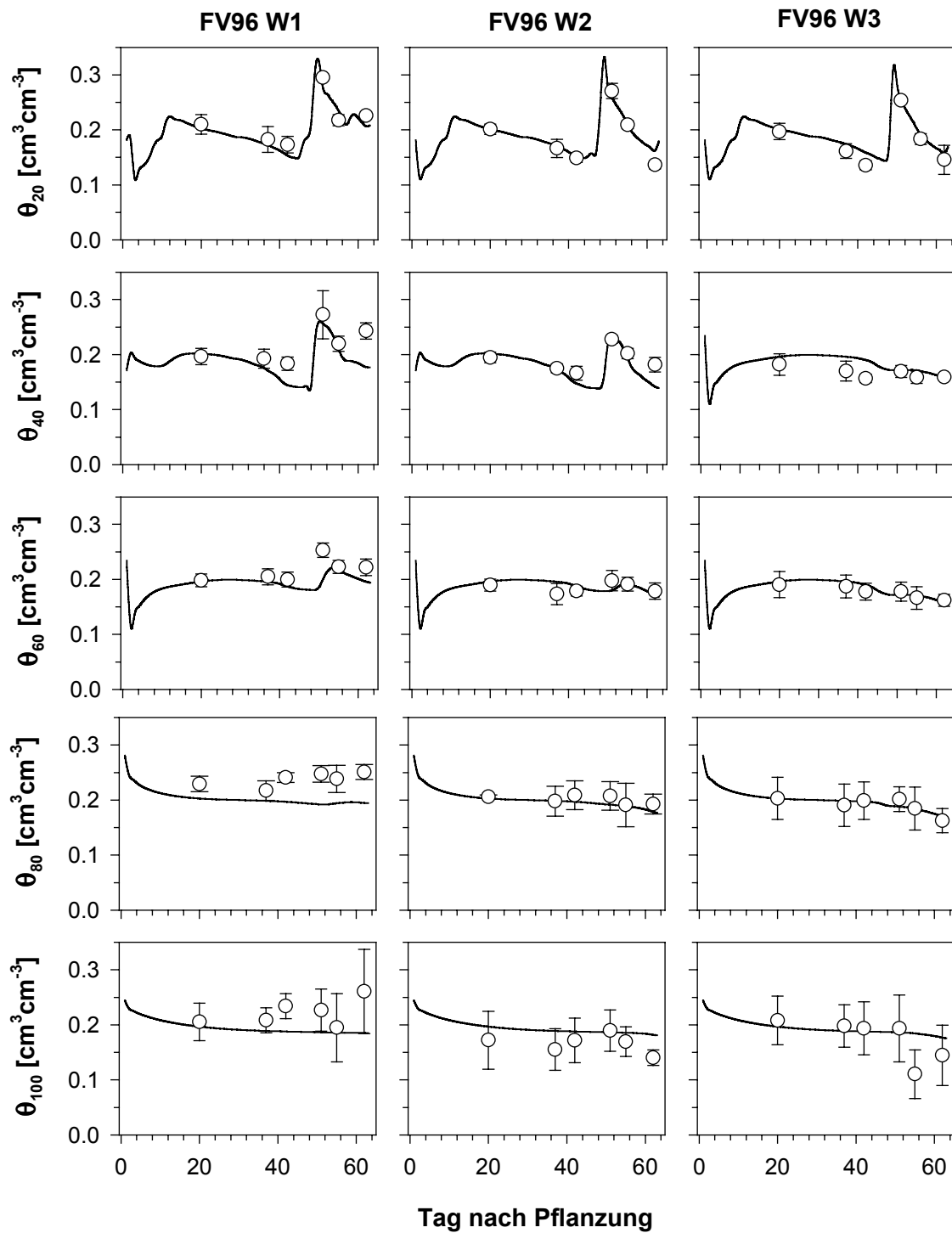


Abb. 5.5: Zeitlicher Verlauf der Bodenwassergehalte der Varianten des Feldversuches 1996 in 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 und 1 m Tiefe θ_{20} , θ_{40} , θ_{60} , θ_{80} bzw. θ_{100} ; Symbole repräsentieren die Messwerte, Fehlerbalken deren Standardabweichung und Linien die Modellrechnungen

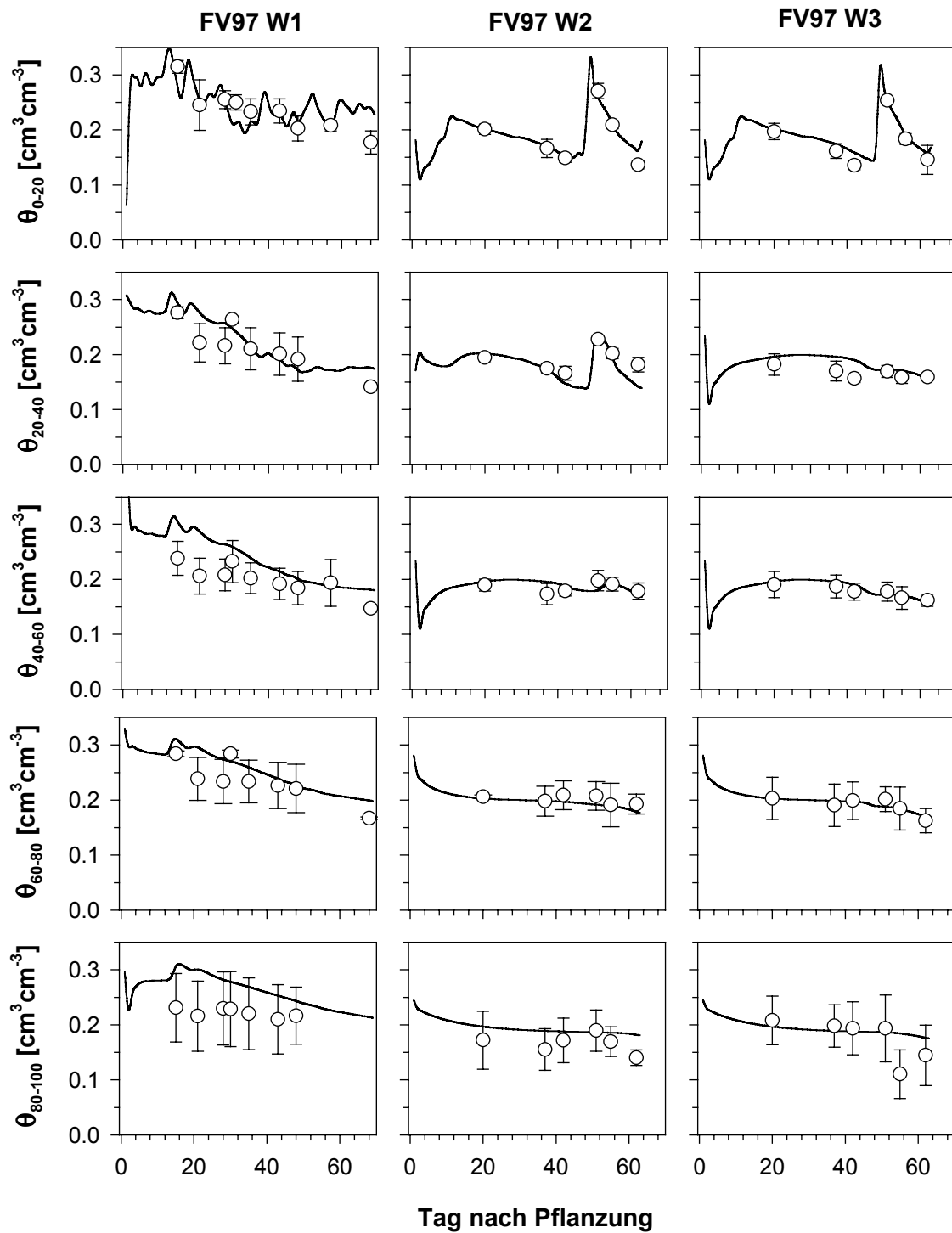


Abb. 5.6: Zeitlicher Verlauf der Bodenwassergehalte der Varianten des Feldversuches 1997 in 0-0.2, 0.2-0.4, 0.4-0.6, 0.6-0.8 und 0.8-1 m Tiefe θ_{0-20} , θ_{20-40} , θ_{40-60} , θ_{60-80} bzw. θ_{80-100} ; Symbole repräsentieren die Messwerte, Fehlerbalken deren Standardabweichung und Linien die Modellrechnungen

Tab. 5.6: Mit GL. 5.12 geschätzte Zunahmerate des Anteils des oberirdischen Trockenmassezuwachses, der für das Kopfwachstum verwendet wird, r_f , und die durchschnittlichen Wachstumsraten während der Vernalisation, r_{grv} , für die zur Parametrisierung (GG, KG FV96) und zur Evaluierung (FV95, FV97) verwendeten Versuche; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Versuch | Variante | r_f | r_{grv} |
|---------|----------|----------------------------|-----------|
| KG | W1 | 0.01745 (± 0.00052) | 0.142857 |
| | W2 | 0.02002 (± 0.00065) | 0.146481 |
| GG | W1 | 0.01552 (± 0.00014) | 0.103369 |
| | W2 | 0.01629 (± 0.00011) | 0.105235 |
| | W3 | 0.01665 (± 0.00027) | 0.0955603 |
| | W4 | 0.01595 (± 0.00350) | 0.103044 |
| FV96 | W1 | 0.02357 (± 0.00077) | 0.105235 |
| | W2 | 0.02554 (± 0.00154) | 0.0955603 |
| | W2 | 0.02483 (± 0.00016) | 0.103044 |
| FV95 | W1 | 0.022346 (± 0.01023) | 0.177995 |
| | W2 | 0.02625 (± 0.00181) | 0.161457 |
| FV97 | W1 | 0.02033 (± 0.00137) | 0.14662 |
| | W2 | 0.01921 (± 0.00092) | 0.145339 |
| | W3 | 0.01866 (± 0.00058) | 0.151615 |

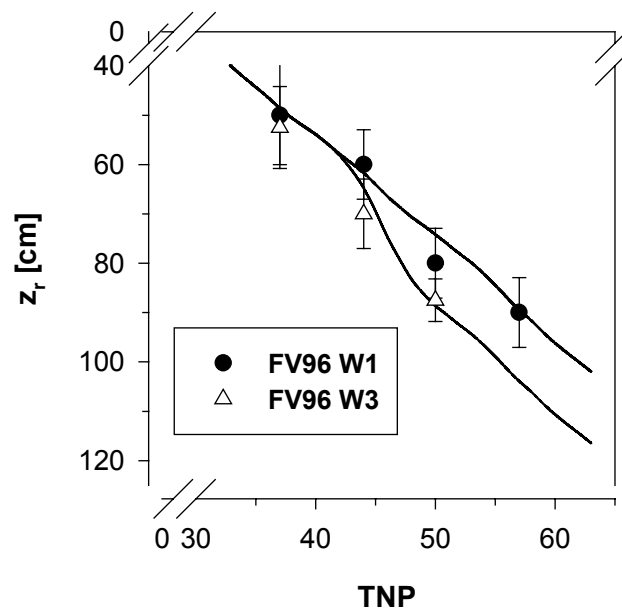


Abb. 5.7: Zeitlicher Verlauf der Durchwurzelungstiefe der optimal und der nicht bewässerten Variante des Feldversuchs 1996 FV96 W1 bzw. FV96 W3; Symbole repräsentieren Messdaten, Fehlerbalken deren Standardabweichung und Linien den berechneten Verlauf. $r^2=0.96$ und $r^2=0.92$ für FV96 W1 bzw. FV96 W3.

Tab. 5.7: Steigung, Y_1 , y-Achsenabschnitt, Y_2 , Bestimmtheitsmaß, r^2 , sowie Anzahl der verwendeten Datenpunkte, n , der Regressionsgeraden zwischen den gemessenen und simulierten Trockenmassen der oberirdischen Pflanzenorgane. Parametrisierung GG, KG und FV96; Evaluierung FV95 und FV97; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Versuch | Organ | Y_1 | Y_2 | r^2 | n |
|------------------|--------|------------------------|-------------------------|-------|----|
| Parametrisierung | Kopf | 0.943(± 0.0275) | 0.959(± 1.9630) | 0.96 | 47 |
| | Blatt | 1.016(± 0.0209) | 0.759(± 4.6961) | 0.99 | 30 |
| | Strunk | 0.899(± 0.0476) | 0.966(± 1.3560) | 0.93 | 30 |
| Evaluierung | Kopf | 1.057 (± 0.0421) | -6.542(± 5.4697) | 0.98 | 12 |
| | Blatt | 0.976(± 0.0354) | -0.986(± 10.6502) | 0.98 | 20 |
| | Strunk | 1.091(± 0.0563) | -2.958(± 2.5414) | 0.95 | 20 |

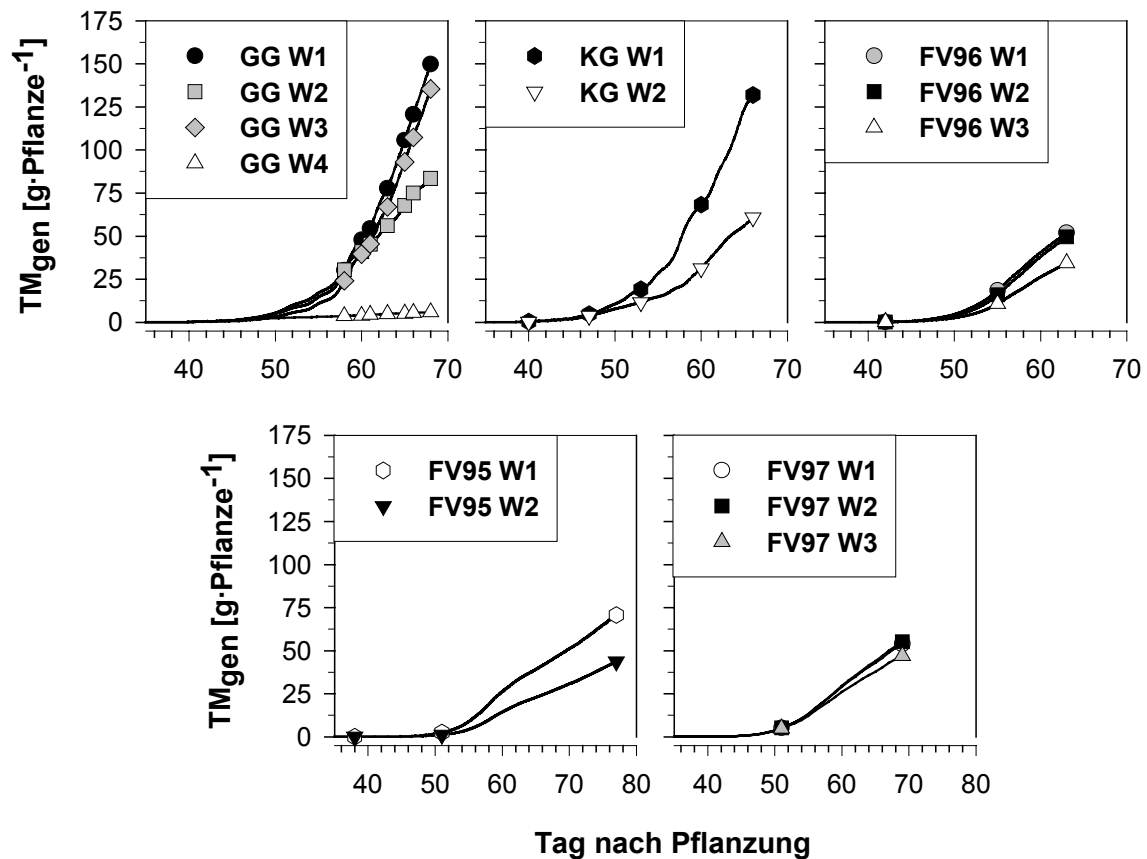


Abb. 5.8: Zeitlicher Verlauf der Kopftrockenmassen, TM_{gen} , der einzelnen Versuchsvarianten; Symbole repräsentieren Messdaten, Linien die mit dem vorgestellten Ansatz unter Verwendung der in Tab. 5.6 aufgeführten Parameterwerte von r_f berechneten Trockenmassen für die zur Parametrisierung (GG, KG FV96) und zur Evaluierung (FV95, FV97) verwendeten Versuche

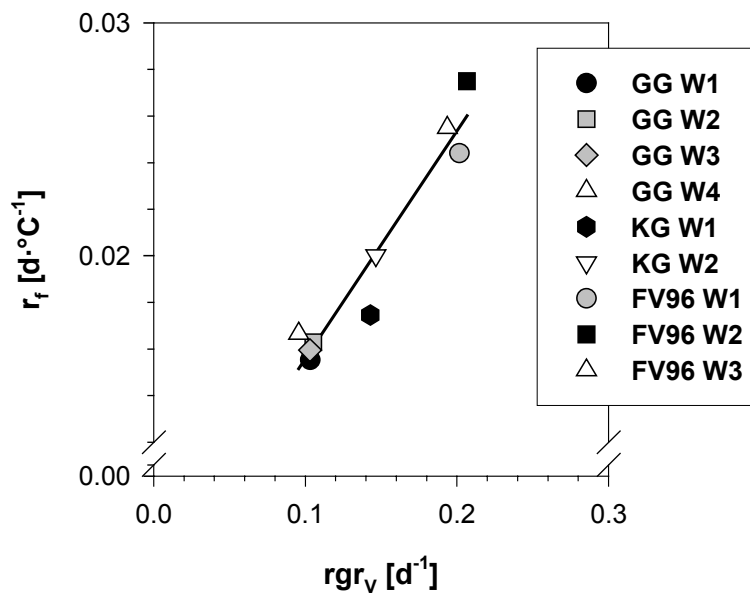


Abb. 5.9: Zusammenhang zwischen der Zunahmerate des Anteils des oberirdischen Trockenmassezuwachses, der für das Kopfwachstum verwendet wird, r_f , und der durchschnittlichen Wachstumsrate der Pflanzen während der Vernalisation, rgr_v , (Gl. 5.13) für die zur Parametrisierung verwendeten Versuche, $r_f = f1_{rf} \cdot rgr_v + f2_{rf}$, $r^2 = 0.93$, $n = 9$; mit $f1_{rf} = 0.9789(\pm 0.01006)$ und $f2_{rf} = 0.0058(\pm 0.00152)$

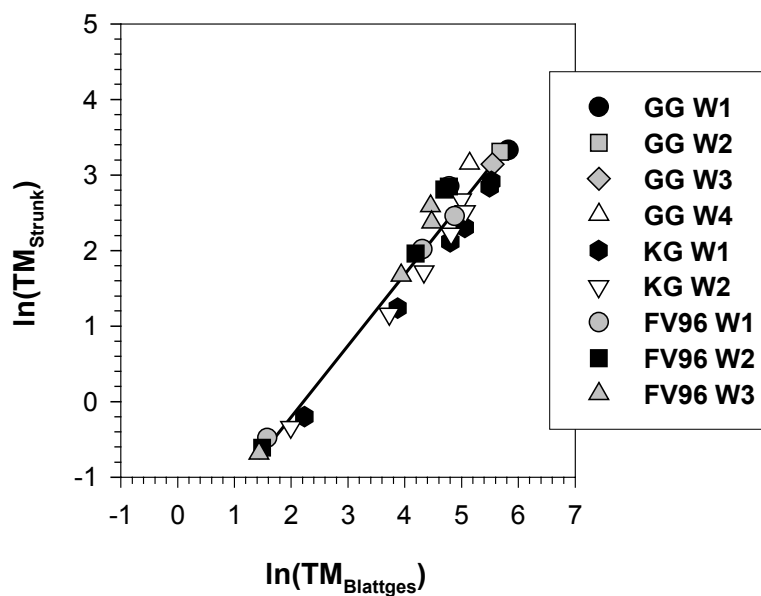


Abb. 5.10: Beziehung zwischen dem natürlichen Logarithmus der Blatttrockenmasse, $\ln(TM_{\text{Blattges}})$, und dem der Strunktrockenmasse, $\ln(TM_{\text{Strunk}})$, für die zur Parametrisierung verwendeten Versuche;
 $\ln(TM_{\text{Strunk}}) = g \cdot \ln(TM_{\text{Blattges}}) + h$, $r^2 = 0.96$, $n = 28$; mit $g = 0.944(\pm 0.0389)$ und $h = -2.091(\pm 0.1729)$

5.4 Diskussion

Ziel dieses Teils der Arbeit war es, ein Modell zur Partitionierung der Trockenmasse von Blumenkohl zu entwickeln, welches die Auswirkungen einer limitierten Wasserversorgung berücksichtigt. Hierzu wurden anhand der Daten mehrerer Gefäß- und Feldversuche bestehende Modellansätze von Kage *et al.* (2000b) und Kage und Stützel (1999) erweitert. Ein besonderes Interesse galt dabei der Beschreibung des Einflusses der Wasserversorgung auf das Wurzelwachstum.

Während der Stressphase kam es bei der Variante FV96 W3 zu einer Steigerung der Tiefenzuwachsrates der Wurzeln von 0.107 auf $0.228 \text{ [cm} \cdot \text{°C}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}]$. Diese Verdoppelung der Tiefenzuwachsrates entspricht ungefähr dem Ausmaß, welches sich aus den Daten von Hoogenboom *et al.* (1987) ableiten lässt und auch Asseng (1993) in seinem Wurzelmodell angibt. Während im Großgefäßversuch 1996 die Trockenraumdichte des Bodens durchgängig $1.35 \text{ [g} \cdot \text{cm}^{-3}]$ betrug, stieg sie im Feld ab 0.3 m unter Geländeoberfläche auf Werte um $1.7 \text{ [g} \cdot \text{cm}^{-3}]$ an (Kochler 1996, unveröffentlichte Daten). Eine höhere Trockenraumdichte erhöht auch den Eindringwiderstand, der den Wurzeln entgegensteht, und führt zu einer niedrigeren SWL (Klepper, 1990). In einem durch die Austrocknung bedingten höheren Eindringwiderstand (Benjamin *et al.*, 1996; Cruz *et al.*, 1986; Klepper, 1990; Klepper und Rickman, 1990) ist auch die Abnahme von SWL unter Trockenstress begründet. Die Annahme des linearen Abfalls (Gl. 5.8) ist zwar eine starke Vereinfachung dieses Sachverhaltes, reicht aber aus, um die Daten hinreichend genau zu beschreiben (Tab. 5.5). Indirekt entspricht sie auch der Annahme von Jones *et al.* (1991), dass bei Ψ_{PWP} kein Wurzelwachstum mehr erfolgt. Die Kopplung der Veränderung von SWL über $\text{TM}_\text{S}/\text{WL}_\text{ges}$ mit f_fr (Gl. 5.9) führt dazu, dass unter Trockenstressbedingungen relativ mehr Assimilate in die Wurzel verlagert werden und somit das Spross/Wurzel-Verhältnis sinkt, wie es auch für andere Kulturarten beobachtet wurde (Chartzoulakis *et al.*, 1993; Li *et al.*, 1994; McCoy *et al.*, 1990; Rabha und Uprety, 1998; Rodrigues *et al.*, 1995). Auch unter dem Aspekt vom funktionalen Gleichgewicht zwischen dem Spross- und dem Wurzelwachstum (Wilson, 1988) erscheint der Ansatz plausibel. Da die Wasseraufnahme neben dem Bodenwassergehalt auch vom erschlossenen Bodenvolumen und somit von der Wurzellänge der Pflanzen abhängt (Klepper, 1990), und unterstellt wird, dass zur Deckung des Transpirationsbedarfs einer bestimmten oberirdischen Trockenmasse eine gewisse Wurzellänge in einem ausreichend feuchten Boden benötigt

wird, muss die geringere SWL durch einen stärkeren Assimilattransfer in die Wurzeln ausgeglichen werden. Dass es dabei nicht zu einem gegenüber der Kontrolle erhöhten Wurzellängenwachstum kommt (Huck *et al.*, 1986), ist auf den zunehmenden Eindringwiderstand des Bodens bei Austrocknung zurückzuführen (Cruz *et al.*, 1986; Setter, 1990; Sharp und Davies, 1989). Dem Prinzip des funktionalen Gleichgewichts unterliegt auch das Wachstum der Pfahlwurzel. Ihre Aufgabe besteht hauptsächlich in der Verankerung der Pflanze im Boden und weniger in der Wasseraufnahme. Von daher ist es plausibel, dass das Verhältnis zwischen $\ln(TM_{tR})$ und $\ln(TM_S)$ von den Umweltbedingungen unbeeinflusst bleibt. Eine indirekte Bestätigung des Modellansatzes kann aus der relativ guten Übereinstimmung der simulierten zeitlichen Verläufe der Bodenwassergehalte mit den Messwerten (Abb. 5.4, Abb. 5.5, Abb. 5.6) abgeleitet werden, da die Wasseraufnahme und somit auch der Wassergehalt des Bodens eng mit der Durchwurzelung verknüpft ist (Klepper, 1990; Klepper und Rickman, 1990).

Die Abhängigkeit von r_f von der durchschnittlichen Wachstumsrate während der Vernalisation, r_{grV} , (Gl. 5.13) könnte darauf zurückzuführen sein, dass die schneller wachsenden Pflanzen eine größere Zahl von generativen Zellen anlegen und damit eine größere Senkenkapazität aufbauen (Alt, 1999), was dazu führt, dass der Anteil des für das Kopfwachstum verwendeten Trockenmasseanteils schneller ansteigt. Die enge lineare Beziehung zwischen dem natürlichen Logarithmus der Blatttrockenmasse und dem der Strunktrockenmasse (Abb. 5.10) zeigt, dass die allometrische Beziehung zwischen der Blatt- und der Strunktrockenmasse (Gl. 5.14) sehr robust ist und nicht von der Wasserversorgung der Pflanzen beeinflusst wird. Den konservativen Charakter dieser Beziehung bestätigen auch die Ergebnisse von Röhrig (1999), der unter variierenden, durch Beikrautkonkurrenz verursachten Einstrahlungsintensitäten ebenfalls keine Veränderungen feststellte. Die von Marcelis (1993) und Marcelis *et al.* (1998) geäußerten Zweifel, dass sich mit empirisch abgeleiteten, allometrischen Ansätzen die Partitionierung der Trockenmasse nur unter optimalen bzw. konstanten Wachstumsbedingungen modellieren lässt, trifft für Blumenkohl, zumindest was den Wachstumsfaktor Wasser anbelangt, nicht zu (Tab. 5.7).

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass sich mit der Erweiterung von bestehenden empirischen Modellansätzen zur Partitionierung der Trockenmasse und zur Beschreibung des Wurzelwachstums von Blumenkohl (Kage *et al.*, 2000b; Kage

und Stützel, 1999) um die Effekte von Anpassungsreaktionen, die Trockenmasseverteilung sowie das Durchwurzelungsverhalten von Blumenkohl unter Trockenstress gut beschreiben läßt. Das mittlere Bodenwasserpotential im Wurzelraum dient dabei als Steuergröße für den Beginn und das Ausmaß der Anpassungsreaktionen.

6 Modell zur Beschreibung der Blatto Trockenmasse und –fläche von Blumenkohl auf Einzelblattniveau unter wasserlimitierten Bedingungen

6.1 Einleitung

Die Bedeutung des Blattwachstums, insbesondere der Blattflächenentwicklung zur Beschreibung der Ertragsbildung von Pflanzenbeständen innerhalb des in dieser Arbeit vorgestellten Modellansatzes ergibt sich aus der Bedeutung des Blattflächenindex bei der Berechnung der Transpiration und für die Trockenmassebildung. Der zu entwickelnde Modellansatz muss deshalb die sich aus einer limitierten Wasserversorgung resultierende Verringerung des Blattflächenwachstums (Kirkham, 1990; Turner, 1986) abbilden können. Um die wesentlich vom Blattalter beeinflussten Auswirkungen von Trockenstress auf das Blattwachstum berücksichtigen zu können (Belaygue *et al.*, 1996; Lecoeur *et al.*, 1995; Randall und Sinclair, 1988; Rawson und Turner, 1982b), erscheint ein auf Einzelblattniveau basierender Modellansatz am ehesten dafür geeignet zu sein.

Bestehende Ansätze zur Modellierung des Wachstums einzelner Blätter (Carberry *et al.*, 1993b; Lecoeur *et al.*, 1996) haben eher beschreibenden als erklärenden Charakter, da zum einen die maximale Blattfläche als Eingabegröße benötigt wird (Carberry *et al.*, 1993b) oder aber nur die relative Blattflächenveränderung zu einer Kontrolle berechnet wird (Lecoeur *et al.*, 1996). Um die für diese Ansätze benötigten empirischen Beziehungen zur Bestimmung der maximalen Blattfläche (Carberry *et al.*, 1993b) oder der relativen Abnahme der Blattfläche (Lecoeur *et al.*, 1996) für Blumenkohl hinreichend genau beschreiben zu können, müssten umfangreiche Untersuchungen zur Blattflächenentwicklung von Blumenkohl unter einer Vielzahl von Umweltbedingungen vorliegen, da die maximale Blattfläche aufgrund der Daten von Hoogenboom *et al.* (1987b) und Randall und Sinclair (1988) von der Wasserversorgung abhängt, und die Blattflächenentwicklung auch von der Temperatur und der Lichtintensität (Alt, 1999; Kage und Stützel, 1999; Olesen und Greisen, 1997) beeinflusst wird. Ferner muss auch die Bedeutung der Wasserversorgung auf die Seneszenz des Blattapparates berücksichtigt werden. Trockenstress kann zu einer höheren Seneszenzrate der Blätter führen (Flénet *et al.*, 1996; Wopereis *et al.*, 1996).

Um die Auswirkungen der Wasserversorgung auf die Blattbildungsrate, die Blattflächenentwicklung sowie auf die Seneszenzrate abbilden zu können, soll in diesen Teil der Arbeit ein Modell zur Beschreibung des Blattwachstums auf Einzelblattniveau entwickelt werden.

6.2 Modellbeschreibung

Blattanlage

Die Blattbildung wird analog zu Kage und Stützel (1999) beschrieben. Demnach erfolgt die Blattbildung bis zur Beendigung der Vernalisation in Abhängigkeit von der Temperatursumme, TS, und der Parameter k_1 und k_2 . Nach Beendigung der Vernalisation werden keine Blätter mehr angelegt.

Anzahl seneszenten Blätter

Basierend auf der Überlegung, dass der Seneszenzsvorgang vom physiologischen Alter einer Pflanze beeinflusst wird und die Temperatursumme nach dem Auspflanzen als Maß für das physiologische Alter einer Pflanze dienen kann (Thornley und Johnson, 1990), kann die Absterberate der Blätter, $d\text{Blatt}_{\text{sen}}/dt$, nach einer lag-Phase linear in Abhängigkeit von der Temperatur berechnet werden (Kage *et al.*, 2000a). Die Erhöhung der Seneszenzrate durch Trockenstress (Flénet *et al.*, 1996; Morgan, 1992; Wopereis *et al.*, 1996) und gegenseitiger Beschattung (Meinke *et al.*, 1998) wird dadurch berücksichtigt, dass die Seneszenzrate in Abhängigkeit vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum der letzten drei Tage, $\bar{\Psi}_{\text{WR}}$, bzw. des Blattflächenindex, LAI, erhöht wird. Trockenstress bzw. ein dichter Bestand führt somit zu einer schnelleren Seneszenz der Blätter. Mathematisch wird dieser Sachverhalt folgendermaßen beschrieben:

$$\frac{dn_{\text{BZsen}}}{dt} = \begin{cases} f1_{\text{BZsen}} \cdot \text{Temp} + f2_{\text{BZsen}} \cdot \text{LAI} + f3_{\text{BZsen}} & \bar{\Psi}_{\text{WR}} \leq \Psi_{\text{WRBZsen}} \\ f1_{\text{BZsen}} \cdot \text{Temp} + f2_{\text{BZsen}} \cdot \text{LAI} + f3_{\text{BZsen}} + f\Psi_{\text{BZsen}} & \bar{\Psi}_{\text{WR}} > \Psi_{\text{WRBZsen}} \end{cases} \quad (6.1)$$

mit $f1_{\text{BZsen}}$: Parameter [$^{\circ}\text{C}^{-1}$]

$f2_{\text{BZsen}}$: Parameter [-]

$f3_{\text{BZsen}}$: Parameter [-]

$f\Psi_{\text{BZsen}}$: Parameter zur Beschreibung des Einflusses der Wasserversorgung auf die Seneszenzrate der Blätter [-]

$$f\Psi_{\text{BZsen}} = f4_{\text{BZsen}} \cdot \left(\log\left(\left|\overline{\Psi}_{\text{WR}}\right|\right) - \log\left(\left|\Psi_{\text{WRBZsen}}\right|\right) \right)$$

$f4_{\text{BZsen}}$: Parameter [-]

Ψ_{WRBZsen} : Bodenwasserpotential, ab dem es zu einer verstärkten Seneszenz der Blätter kommt [kPa]

Blattmasse

Um die durch das Absterben von älteren Blättern bedingte Veränderung des Blattapparates berücksichtigen zu können, wird der Trockenmassezuwachs der Blätter, dTM_{Blattges}/dt , auf die einzelnen Blätter verteilt. Die Trockenmasseverteilung auf die einzelnen Blätter erfolgt in Anlehnung an Kage *et al.* (2000a) mit Hilfe eines hierarchischen/Sink limitierten Modellansatzes. Es wird davon ausgegangen, dass sich die potentielle Trockenmasseentwicklung der Blätter durch eine exponentielle Wachstumsfunktion in Abhängigkeit von der Temperatursumme beschreiben lässt. Demzufolge ergibt sich die potentielle Trockenmassezuwachsrates eines Blattes, $(dTM_{\text{Blatt}[i]}/dt)_{\text{pot}}$ [$\text{g} \cdot \text{d}^{-1}$], als Produkt aus der bestehenden Blatttrockenmasse, $TM_{\text{Blatt}[i]}$ [g], der relativen Wachstumsrate, μ [$\text{d}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$], und der Temperatur, Temp, wobei die relative Wachstumsrate für alle zur selben Zeit wachsenden Blätter gleich ist:

$$\left(\frac{dTM_{\text{Blatt}[i]}}{dt} \right)_{\text{pot}} = TM_{\text{Blatt}[i]} \cdot \mu \cdot \text{Temp} \quad (6.2)$$

Die potentielle Trockenmassezuwachsrates eines Blattes wird durch die ihm aktuell zur Verfügung stehende Trockenmasse begrenzt. Diese richtet sich nach der Senkenkapazität des Blattes. Das jeweils jüngste Blatt [n] hat die höchste Senkenkapazität, d.h. sein Trockenmassebedarf wird zuerst gedeckt, dann folgt der des nächst älteren Blattes [n-1], bis der gesamte Blatttrockenmassezuwachs verbraucht ist. Allerdings ist die Senkenkapazität eines Organs nicht von ihm allein abhängig, sondern wird auch von der Senkenkapazität der anderen Organe beeinflusst (Marcelis, 1996). Daher können die jüngeren Blätter aufgrund der zwar schwächeren aber vorhandenen Senkenkapazität der älteren Blätter nicht die gesamte ihnen potentiell zur Verfügung stehenden Trockenmasse für das eigene Wachstum nutzen, sondern nur einen maximalen Anteil, f_{Blattmax} :

$$\frac{dTM_{\text{Blatt}[n]}}{dt} = \min \left[TM_{\text{Blatt}[n]} \cdot \mu \cdot \text{Temp}; \left(\frac{dTM_{\text{Blattges}}}{dt} \right) \cdot f_{\text{Blattmax}} \right] \quad (6.3a)$$

$$\frac{dTM_{\text{Blatt}[i]}}{dt} = \min \left[TM_{\text{Blatt}[i]} \cdot \mu \cdot \text{Temp}; \left(\frac{dTM_{\text{Blattges}}}{dt} - \sum_{i=1}^n \frac{dTM_{\text{Blatt}[i]}}{dt} \right) \cdot f_{\text{Blatt max}} \right] \quad (6.3b)$$

Um die ebenfalls große Senkenkapazität des Kopfes zu berücksichtigen (Kage und Stützel, 1999) wird unterstellt, dass die relative Wachstumsrate nach Beendigung der Vernalisation aufgrund der verstärkten Entwicklung der generativen Organe abnimmt. Um sicherzustellen, dass μ nicht negativ wird, wurde die Abnahme mittels einer exponentiellen Funktion beschrieben:

$$\mu = \mu_0 \cdot e^{(-f_{1\mu} \cdot TS_{NV})} \quad (6.4)$$

mit $f_{1\mu}$: Schätzparameter [$d \cdot ^\circ C^{-1}$]

TS_{NV} : Temperatursumme nach Beendigung der Vernalisation [$^\circ C \cdot d^{-1}$]

Sollte am Ende dieser Verteilungsprozedur dTM_{Blattges}/dt nicht vollständig auf die einzelnen Blätter verteilt sein, wird mit der noch vorhandenen Trockenmasse die gleiche Verteilungsprozedur wiederholt, solange bis dTM_{Blattges}/dt vollständig aufgeteilt ist. Die turgeszente Blattmasse, $TM_{\text{Blattturg}}$ [$g \text{ Pflanze}^{-1}$], wird in Abhängigkeit von der Anzahl seneszenten Blätter berechnet. Überschreitet n_{BZsen} die Blattnummer i , wird $TM_{\text{Blatt}[i]}$ nicht mehr zur turgeszenten Blattmasse gezählt.

Blattfläche

Der Blattflächenzuwachs des einzelnen Blattes, $dB_{F[i]}/dt$ [$cm^2 \cdot d^{-1}$], ergibt sich aus $dTM_{\text{Blatt}[i]}/dt$ multipliziert mit der spezifischen Blattfläche, SLA [$cm^2 \cdot g^{-1}$] (Gl. 6.5), welche für alle zur selben Zeit wachsenden Blätter gleich ist. Als Anpassungsreaktionen der Pflanzen wird eine Reduzierung der SLA unter Trockenstressbedingungen angenommen. Das Ausmaß der Reduzierung ist von den Reduktionsparametern f_{SLAWR} und $f_{SLAosmo}$ abhängig (Gl. 6.6).

$$\frac{dB_{F[i]}}{dt} = \frac{dTM_{\text{Blatt}[i]}}{dt} \cdot SLA \quad (6.5)$$

$$SLA = SLA_0 \cdot f_{SLAWR} \cdot f_{SLAosmo} \quad (6.6)$$

SLA_0 kennzeichnet die spezifische Blattfläche bei ausreichender Wasserversorgung. Der Parameter f_{SLAWR} dient zur Beschreibung des Einflusses von $\bar{\Psi}_{WR}$ auf die SLA . Es wird angenommen, dass die SLA bei Unterschreitung eines kritischen Schwellen-

werts, Ψ_{WRSLA} [kPa], proportional mit sinkendem $\bar{\Psi}_{\text{WR}}$ bis auf einen Minimalwert, SLA_{min} , abnimmt. Mathematisch wird das folgendermaßen ausgedrückt:

$$f_{\text{SLAWR}} = \begin{cases} 1 & \bar{\Psi}_{\text{WR}} \geq \Psi_{\text{WRSLA}} \\ \max\left(1 - f_{\text{SLAWR}} \cdot \left(\log(|\Psi_{\text{WRSLA}}|) - \log(|\bar{\Psi}_{\text{WR}}|)\right), f_{\text{SLAmin}}\right) & \bar{\Psi}_{\text{WR}} < \Psi_{\text{WRSLA}} \end{cases} \quad (6.7)$$

mit f_{SLAWR} : Schätzparameter [-]

f_{SLAmin} : relativer Anteil von SLA_{min} in bezug auf SLA_0 .

Über den Parameter f_{SLAosmo} wird die osmotische Anpassung der Blattzellen berücksichtigt. Die Berücksichtigung der osmotischen Anpassung erfolgte aufgrund der Ergebnisse von Blum (1989), Kumar *et al.* (1984), Morgan *et al.* (1991) und Tanguiling *et al.* (1987), die zeigen, dass osmotische Anpassungsreaktionen unter Trockenstress zu einer verminderten Reduktion des Wachstums führt sowie dem deutlichen Auftreten von osmotischer Anpassung im Großgefäßversuch (Abb. 6.1). Die osmotische Anpassung führt zu einer Erhöhung des Turgors (Turner, 1986). Wird unterstellt, dass sich das Streckungswachstum anhand der sogenannten Lockhart Gleichung (Lockhart, 1965) beschreiben lässt (Hsiao und Jing, 1987), führt die Turgorerhöhung zu einem größeren Streckungswachstum der Zellen und damit zu einer höheren SLA. Basierend auf den Daten des Großgefäßversuchs wird unterstellt, dass mit der Überschreitung von Ψ_{SLAWR} die osmotische Anpassung beginnt und sich proportional zur Dauer des Stresses, Stress, bis auf einen maximalen Wert erhöht (Abb. 6.1, W4) sowie die relative Erniedrigung des osmotischen Potentials auch noch eine gewisse Zeit nach Beendigung der Stressphase bestehen bleibt (Abb. 6.1, W3). Im Modellansatz wird nicht die Veränderung des osmotischen Potentials direkt, sondern nur seine Auswirkung auf die SLA berücksichtigt:

$$f_{\text{SLAosmo}} = \begin{cases} \max(1, 1 + (\text{Stress} \cdot f_{\text{SLAosmo}})) & \bar{\Psi}_{\text{WR}} \geq \Psi_{\text{WRSLA}} \\ \min(1 + (\text{Stress} \cdot f_{\text{SLAosmo}}), f_{\text{SLAosmomax}}) & \bar{\Psi}_{\text{WR}} < \Psi_{\text{WRSLA}} \end{cases} \quad (6.8)$$

mit f_{SLAosmo} : Schätzparameter [d^{-1}]

$f_{\text{SLAosmomax}}$: maximale relative Erhöhung von SLA_0 durch osmotische Anpassung [-]

Stress: Stressdauer [d];

$$\frac{d\text{Stress}}{dt} = \begin{cases} 0 & \bar{\Psi}_{\text{WR}} \geq \Psi_{\text{WRSLA}}; \text{ Stress} = 0 \\ +1 & \bar{\Psi}_{\text{WR}} < \Psi_{\text{WRSLA}} \\ -1 & \bar{\Psi}_{\text{WR}} \geq \Psi_{\text{WRSLA}}; \text{ Stress} > 0 \end{cases}$$

Die turgeszente Blattfläche, BF_{turg} [$\text{cm}^2 \cdot \text{Pflanze}^{-1}$], wird in Abhängigkeit von der Anzahl seneszenten Blätter berechnet. Überschreitet n_{BZsen} die Blattnummer i , wird $BF[i]$ nicht mehr zur turgeszenten Blattfläche gezählt.

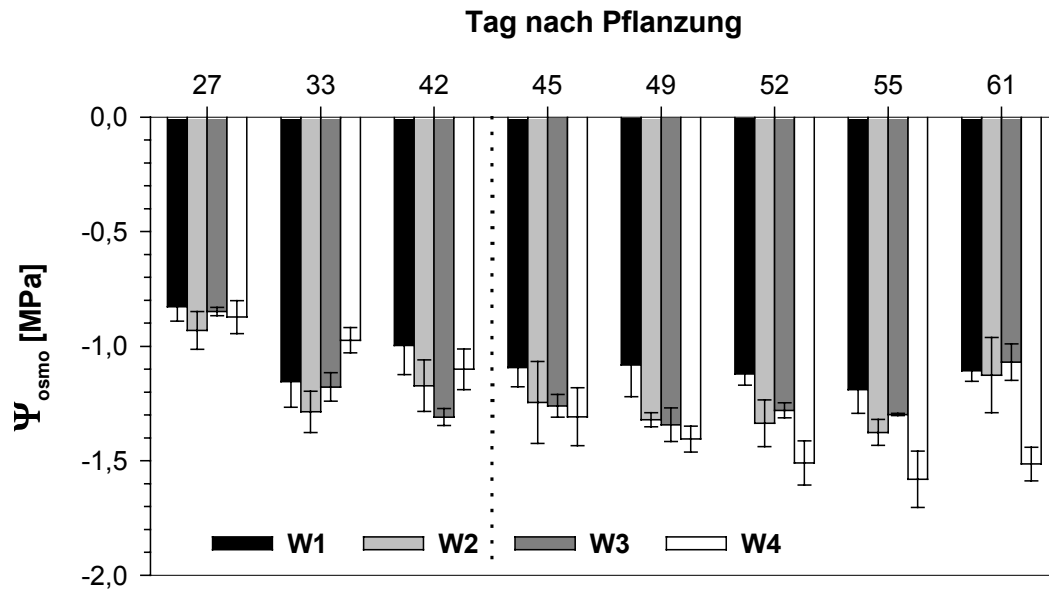


Abb. 6.1: Osmotisches Potential, Ψ_{osmo} , der jeweils jüngsten vollentfalteten Blätter der Varianten des Großgefäßversuchs. Fehlerbalken repräsentieren Standardabweichungen; die gepunktete Linie kennzeichnet den Zeitpunkt der Wiederbewässerung von W3

Parametrisierung

Als Eingabegrößen dienten die anhand des in Kapitel 5 vorgestellten Modellansatzes berechneten Zuwachsraten der Blattmassen, wobei für jedes Versuchsglied der Parameter r_f (Gl. 5.12) so angepasst wurde, dass sich die größtmögliche Übereinstimmung zwischen den gemessenen und den berechneten Gesamtblatttrockenmassen, TM_{Blattges} , ergab ($r^2 > 0.99$ für alle Versuchsglieder). Ebenso wurde die mittlere Bodenwasserspannung im Wurzelraum vorgegeben. Bei den Berechnungen zur Seneszenz der Blätter wurde bei den Feldversuchen der LAI (vgl. Kapitel 5) vorgegeben. Die Parametrisierung der Modellansätze erfolgte in der Regel mit den Daten der Gefäßversuche, GG und KG, und des Feldversuches 1996, FV96. Eine detailliertere Übersicht der innerhalb dieses Kapitels geschätzten Parameter und deren Datengrundlage gibt Tab. 6.1.

Tab. 6.1: Übersicht der innerhalb dieses Kapitels geschätzten Parameter und der zur Parametrisierung verwendeten Daten

| Parameter | Gleichung | Zur Parametrisierung verwendete Daten |
|-----------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| k_1, k_2 | Gl. 1-7 von Kage und Stützel (1999) | Anzahl sichtbarer Blätter a) GG W1, GG W2, GG W3, GG W4, KG W1, KG W2 b) FV95 W1, FV95 W2, FV96 W1, FV96 W2, FV96 W3, FV97 W1, FV97 W2, FV97 W3 |
| $f_{1BZsen},$ $f_{3BZsen},$ $f_{\Psi_{WRBZsen}}$ | 6.1 | Anzahl seneszenten Blätter GG W1, GG W2, GG W3, GG W4, KG W1, KG W2 |
| $f_{2BZsen},$ | 6.1 | Anzahl seneszenten Blätter FV96 W1, FV96 W2, FV96 W3 |
| $\mu_0,$ $f_{1\mu}, f_{Blattmax}$ | 6.4, 6.5 | Blatttrockenmassen der einzelnen Blattgruppen GG W1, GG W2, GG W3, GG W4, KG W1, KG W2 |
| SWL_0 | 6.6 | a) Gefäßversuche: Blattflächen GG W1 b) Feldversuche: Blattflächen FV96 W1, FV97 W1 |
| $f_{1SLAWR},$ $f_{SLAWRmin},$ $f_{1SLAosmo},$ Ψ_{WRSLA} | 6.6, 7.6, 8.6 | Blattflächen GG W2, GG W3, GG W4, KG W1, KG W2 |

6.3 Ergebnisse

In allen Versuchen hatte die Wasserversorgung keinen signifikanten Einfluss auf die Anzahl sichtbarer Blätter, n_{BZs} . In Abb. 6.2 ist deshalb für die einzelnen Versuche jeweils nur der mittlere zeitliche Verlauf der Blattentwicklung dargestellt. Wie ebenfalls aus Abb. 6.2 ersichtlich ist, kann die Blattentwicklung mit der von Kage und Stützel (1999) vorgeschlagenen Funktion gut beschrieben werden. Allerdings konnten die von den Autoren vorgestellten Parameterwerte nicht übernommen werden. Die anhand der Messdaten neu geschätzten Werte von k_1 und k_2 sind $0.00297(\pm 0.00481)$ bzw. $0.0374(\pm 0.00277)$ für die Gefäßversuche und $0.00308(\pm 0.00494)$ bzw. $0.0329(\pm 0.00173)$ für die Feldversuche.

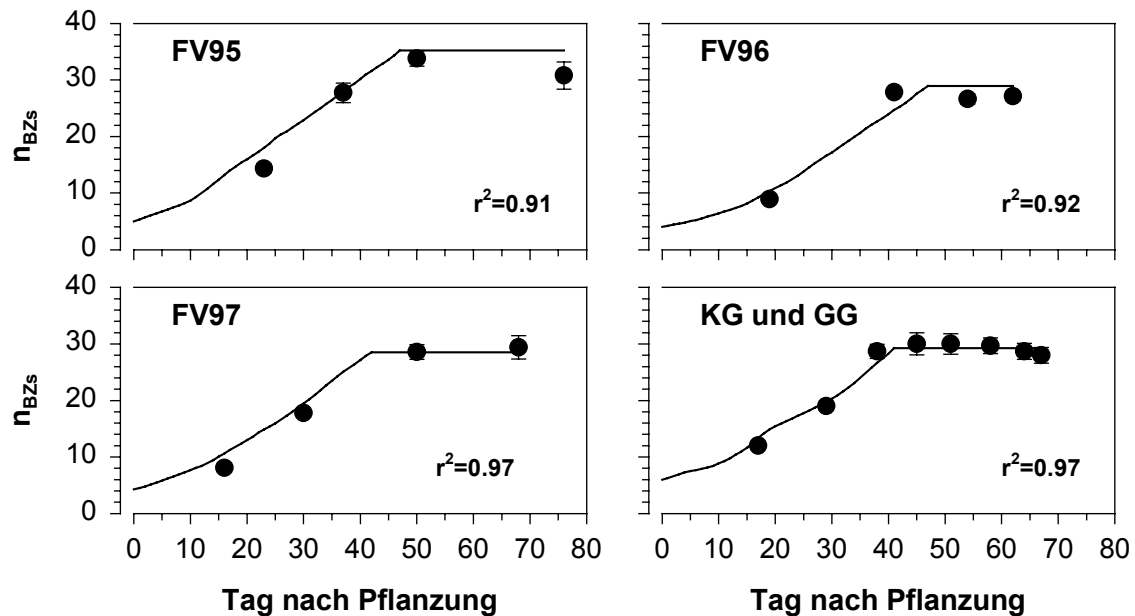


Abb. 6.2: Anzahl sichtbarer Blätter, n_{BZs} für die Feldversuche 1995 bis 1997, FV95, FV96 bzw. FV97 und die Gefäßversuche, KG bzw. GG; Symbole repräsentieren Messdaten, Fehlerbalken deren Standardabweichung und Linien berechnete Verläufe

Die Parametrisierung der Gleichung zur Berechnung der Seneszenzrate (Gl. 6.1) erfolgte für die Parameter $f1_{BZsen}$, $f3_{BZsen}$, $f4_{BZsen}$ sowie $\Psi_{WRBZsen}$ anhand der Daten der Gefäßversuche. Da sich die Pflanzen aufgrund des Versuchsaufbaus nicht gegenseitig beschatten konnten, wurde der Blattflächenindex bei den Berechnungen nicht berücksichtigt. Der Parameter $f2_{BZsen}$ wurde deshalb anhand der Daten von FV96 geschätzt. Mit den in Tab. 6.2 aufgelisteten Werten für die einzelnen Parameter konnte die Anzahl seneszenten Blätter sowohl der Gefäß- als auch der Feldversuche gut beschrieben werden (Abb. 6.3).

Da nur für die Gefäßversuche eine in Blattgruppen unterteilte Messung der Blatttrockenmassen vorlag, wurde der Ansatz zur Trockenmasseverteilung auf die einzelnen Blätter (Gl. 6.3) anhand ihrer Daten parametrisiert. Eine indirekte Evaluierung erfolgte mit den Daten der turgeszenten Blattmassen der Feldversuche, wobei die Anzahl seneszenten Blätter mit Gl. 6.1 und den in Tab. 6.2 vorgestellten Parametern erfolgte. Die geschätzten Werte der einzelnen Parameter lauten:

$$\mu_0 = 0.0197 (\pm 1.63 \cdot 10^{-4}), f1_{\mu} = 2.09 \cdot 10^{-3} (\pm 4.23 \cdot 10^{-4}) \text{ und } f_{Blattmax} = 0.480 (\pm 0.0283).$$

Tab. 6.2: Geschätzte Werte der Parameter und deren Standardfehler, SE, zur Berechnung der Anzahl seneszenten Blätter (Gl. 6.1)

| Parameter | Einheit | Wert | SE |
|--------------------------------------------|--------------------|--------------|---------|
| $f1_{BZsen}$ | $[^{\circ}C^{-1}]$ | 0.0052 | 0.00034 |
| $f2_{BZsen}$ | [-] | 0.0196 | 0.00283 |
| $f3_{BZsen}$ | [-] | 0.688 | 0.0116 |
| $f4_{BZsen}$ | [-] | 1.699 | 0.2577 |
| $\log(\Psi_{WRBZsen})$ $\Psi_{WRBZsen}$ | [-] [kPa] | 2.563 365 | 0.06225 |

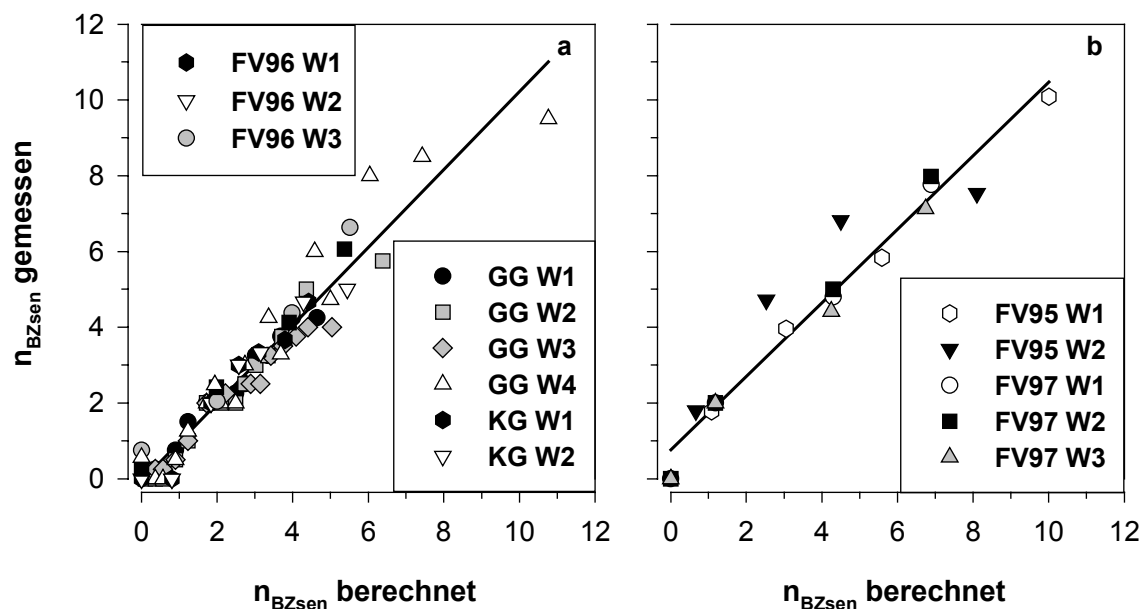


Abb. 6.3: Gemessene Anzahl seneszenten Blätter, n_{BZsen} gemessen, vs. berechnete Anzahl seneszenten Blätter, n_{BZsen} berechnet,

a) Parametrisierung: $y = 1.027(\pm 0.0288) \cdot x - 0.063(\pm 0.0929)$, $r^2 = 0.94$, $n = 82$,

b) Evaluierung: $y = 0.971(\pm 0.0545) \cdot x - 0.764(\pm 0.2542)$, $r^2 = 0.95$, $n = 20$

Der zeitliche Verlauf der Trockenmasseentwicklung der einzelnen Blattgruppen ist beispielhaft in Abb. 6.4 für die Varianten des Kleingefäßversuchs dargestellt. Unabhängig von der Wasserversorgung zeigte sich ein ähnlicher Verlauf der Trockenmassen. Die maximale Trockenmasse stieg jeweils bis zu den Blattgruppen 10-12 und 13-15 an und fiel dann wieder ab. Dies gilt auch für die Varianten des Großgefäßversuchs (nicht gezeigte Daten). Dies wird durch den vorgestellten Modellansatz gut beschrieben, wie die hohe Übereinstimmung zwischen den gemessenen und be-

rechneten Blatttrockenmassen sowohl für die Gefäßversuche (Parametrisierung Tab. 6.4) als auch für die Feldversuche (Evaluierung Abb. 6.7a) belegt.

Die Bedeutung des Kopfwachstums für die Blattwachstumsrate (Gl. 6.4) wird durch die Tatsache, dass $f_{1\mu}$ signifikant von Null verschieden ist, unterstrichen. Beachtenswert ist ferner, dass ein einzelnes Blatt während seiner sourcelimitierten Wachstumsphase fast 50% von dTM_{Blattges}/dt beansprucht, wie sich aus dem Wert von f_{Blattmax} ableiten lässt.

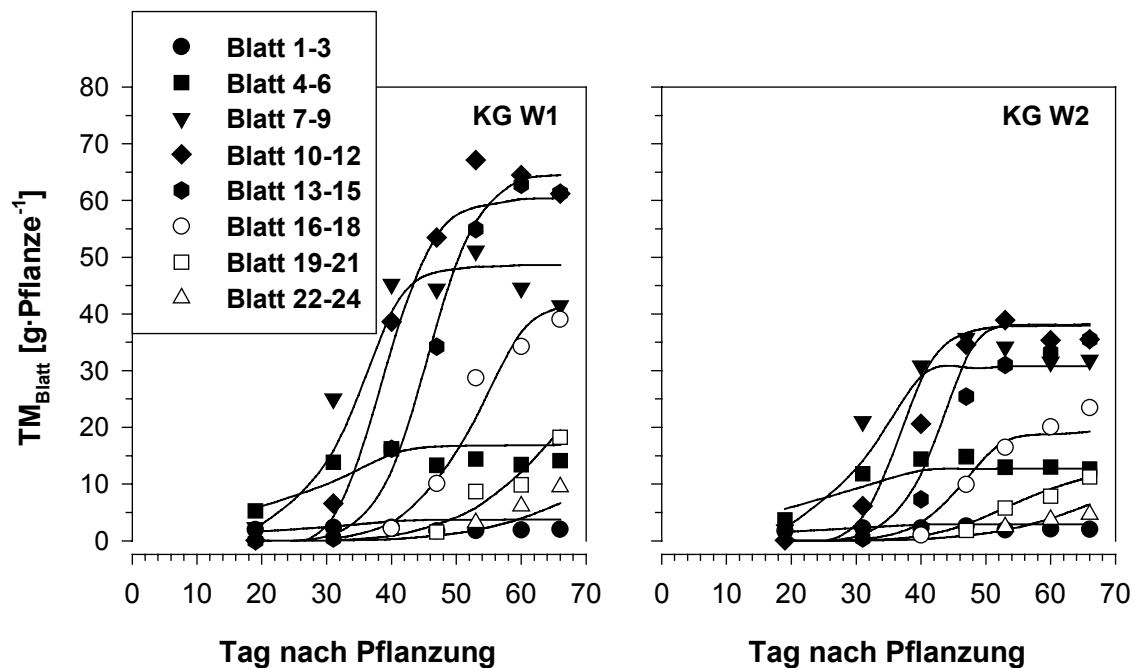


Abb. 6.4: Zeitlicher Verlauf der Trockenmasseentwicklung einzelner Blattgruppen des Kleingefäßversuchs; Punkte repräsentieren Messdaten, Linien berechnete Verläufe

Die Parametrisierung der Funktionen zur Modellierung der Blattfläche erfolgte anhand der Daten der Gefäßversuche. Allerdings musste bei der Übertragung auf die Feldversuche SLA_0 neu geschätzt werden. Vereinfachend wurde davon ausgegangen, dass SLA_0 für alle Blätter und über die gesamte Kulturzeit konstant ist. SLA_0 für die Gefäßversuche wurde anhand der Daten von GG W1 auf $75 (\pm 0.5) [\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}]$ und für die Feldversuche anhand von FV96 W1 und FV97 W1 auf $109 (\pm 4.5) [\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}]$ geschätzt.

Anhand der gemessenen spezifischen Blattfläche der Blattgruppen 16-18, 19-21 und 22-24 des Versuchsgliedes GG W4, die im Mittel um 52% niedriger waren als die der Kontrolle, GG W1, wurde folgendes Verhältnis von $f_{\text{SLAosmamax}}$ zu f_{SLAWRmin} abgeleitet:

$$f_{\text{SLAosmo max}} = \frac{0.48}{f_{\text{SLAWR min}}} - 1 \quad (6.9)$$

Hierbei wird unterstellt, dass in diesen Blattgruppen die maximale Anpassungsreaktionen hinsichtlich der SLA stattfanden, da die Pflanzen in deren Hauptwachstumsphase (ab 42. TNP) teilweise unter massivem Trockenstress litten ($\bar{\Psi}_{\text{WR}} < -1000 \text{ kPa}$).

Somit wurden nur die Parameter f_{fSLAWR} , f_{SLAWRmin} , f_{fSLAosmo} und Ψ_{WRSLA} geschätzt (Tab. 6.3). Aus den Werten von f_{fSLAosmo} , f_{SLAWRmin} und Gl. 6.9 ergibt sich, dass die osmotische Anpassung sehr schnell auf die SLA wirkt. Schon nach drei Tagen erreicht sie mit einer Steigerung von 42% ihr Maximum.

Tab. 6.3: Geschätzte Werte der Parameter und deren Standardfehler, SE, zur Berechnung der Blattflächenentwicklung (Gl. 6.6 bis 6.8)

| Parameter | Einheit | Wert | SE |
|--------------------------------------------------------|--------------|-------------|---------|
| f_{fSLAWR} | [-] | 0.8355 | 0.06168 |
| f_{SLAWRmin} | [-] | 0.3350 | 0.01338 |
| f_{fSLAosmo} | [-] | 0.1425 | 0.08566 |
| $\log(\Psi_{\text{WRSLA}})$ Ψ_{WRSLA} | [-] [kPa] | 1.790 62 | 0.1834 |

Tab. 6.4: Steigung, Y_1 , y-Achsenabschnitt, Y_0 , Bestimmtheitsmaß, r^2 , und Anzahl der verwendeten Datensätze, n , der Regressionsgeraden zwischen den berechneten und den gemessenen Trockenmassen der einzelnen Blattgruppen der Gefäßversuche; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Versuch | Variante | Y_1 | Y_0 | r^2 | n |
|---------|----------|-------------------------|-------------------------|-------|-----|
| GG97 | W1 | 1.044 (± 0.0326) | -1.467 (± 1.6620) | 0.99 | 9 |
| | W2 | 1.037 (± 0.0466) | -1.032 (± 2.0671) | 0.99 | 9 |
| | W3 | 1.027 (± 0.0658) | -0.514 (± 2.4380) | 0.97 | 9 |
| | W4 | 1.061 (± 0.0793) | -0.956 (± 2.1742) | 0.96 | 9 |
| | gesamt | 1.038 (± 0.0230) | -0.913 (± 0.9340) | 0.98 | 36 |
| KG 97 | W1 | 1.000 (± 0.0192) | 0.033 (± 0.5594) | 0.98 | 52 |
| | W2 | 0.956 (± 0.03347) | 0.481 (± 0.6631) | 0.96 | 52 |
| | gesamt | 0.991 (± 0.0167) | -0.270 (± 0.4112) | 0.97 | 104 |
| gesamt | | 1.012 (± 0.0128) | -0.098 (± 0.3790) | 0.98 | 140 |

Die sehr unterschiedliche Blattflächenentwicklung in den Gefäßversuchen konnte durch die Kombination des vorgestellten SLA-Modells und des Einzelblattansatzes zur Modellierung der Blatttrockenmasse auf Einzelblattebene (Abb. 6.5, Tab. 6.5) und damit auch für die Gesamtpflanze gut abgebildet werden (Abb. 6.6). Mit der obenangeführten Korrektur von SLA_0 konnten mit den gleichen Parametern auch die turgeszenten Blattflächen der Feldversuche beschrieben werden (Abb. 6.7b).

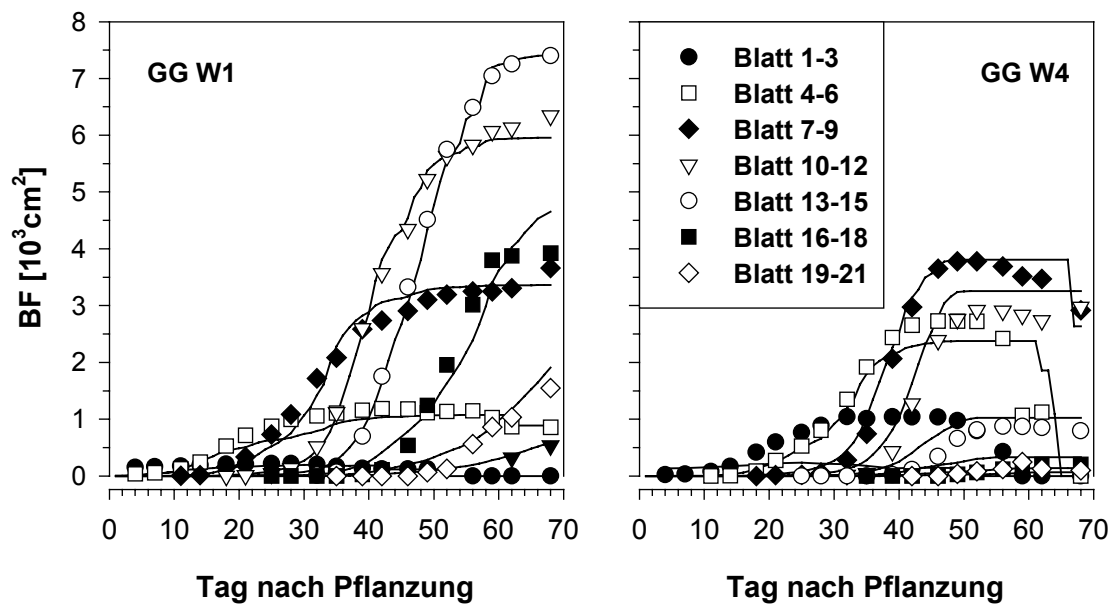


Abb. 6.5: Zeitlicher Verlauf der Flächenentwicklung einzelner Blattgruppen der beiden extremen Varianten des Großgefäßversuchs GG W1 und GG W4; Symbole repräsentieren Messwerte, Linien simulierte Verläufe

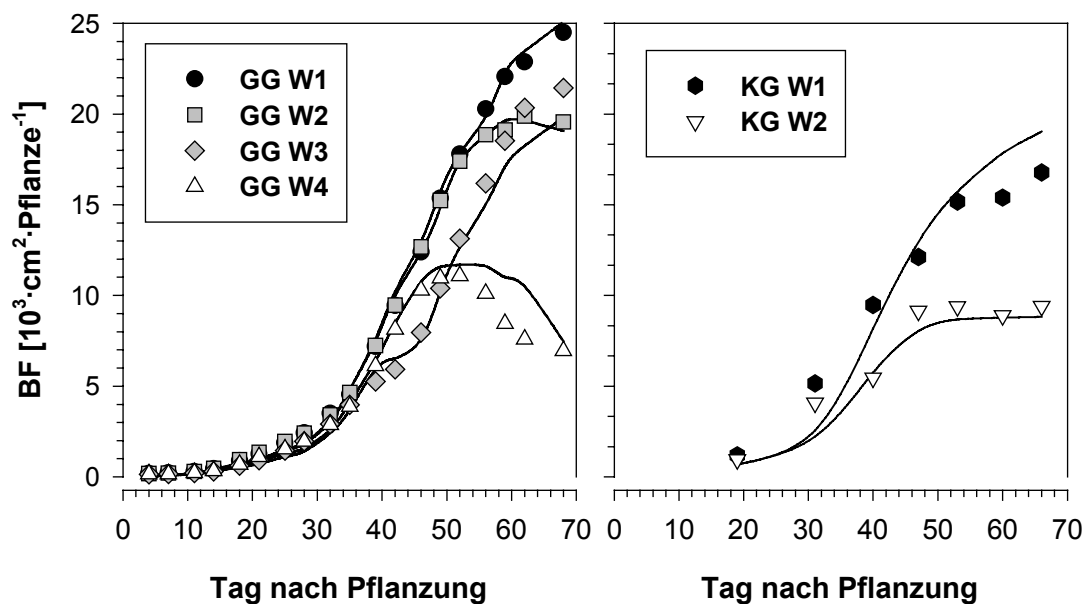


Abb. 6.6: Zeitlicher Verlauf der turgeszenten Blattfläche der Versuchsglieder der Gefäßversuche; Symbole repräsentieren Messdaten, Linien berechnete Verläufe

Tab. 6.5: Steigung, Y_1 , y-Achsenabschnitt, Y_0 , Bestimmtheitsmaß r^2 und Anzahl der verwendeten Datensätze, n , der Regressionsgeraden zwischen den berechneten und den gemessenen Blattflächen der einzelnen Blattgruppen der Gefäßversuche; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Versuch | Variante | Y_1 | Y_0 | r^2 | n |
|---------|----------|------------------------|---------------------------|-------|-----|
| GG97 | W1 | 0.998 (± 0.0088) | 8.558 (± 22.5136) | 0.99 | 107 |
| | W2 | 0.996 (± 0.0094) | 47.0900 (± 21.5539) | 0.99 | 108 |
| | W3 | 1.056 (± 0.0238) | 24.411 (± 42.3878) | 0.95 | 114 |
| | W4 | 0.944 (± 0.0182) | -3.518 (± 26.5666) | 0.96 | 114 |
| | gesamt | 1.003 (± 0.0075) | 16.031 (± 15.3398) | 0.98 | 443 |
| KG 97 | W1 | 0.862 (± 0.0297) | 143.033 (± 62.7939) | 0.94 | 55 |
| | W2 | 1.003 (± 0.0466) | 72.081 (± 52.9974) | 0.90 | 55 |
| | gesamt | 0.888 (± 0.0239) | 135.776 (± 40.5863) | 0.93 | 110 |
| gesamt | | 0.987 (± 0.0075) | 35.533 (± 14.9732) | 0.97 | 553 |

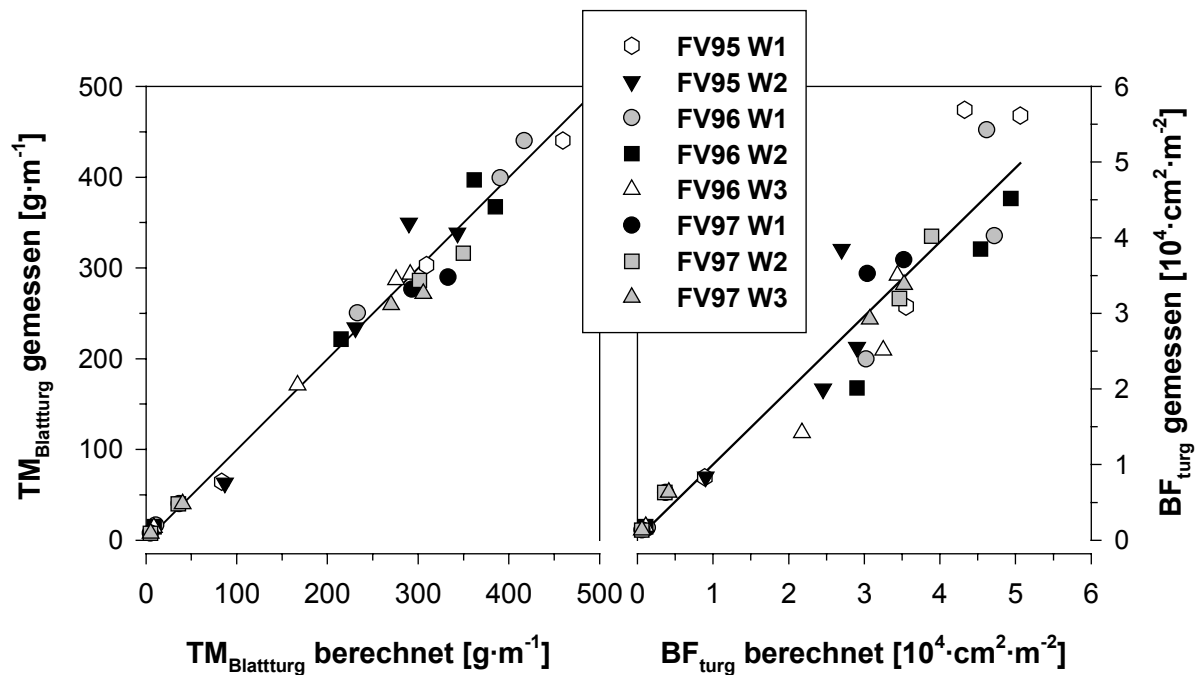


Abb. 6.7: Beziehung zwischen den gemessenen und berechneten turgeszenten Blatttrockenmassen, $TM_{\text{Blattturg}}$, bzw. Blattflächen, BF_{turg} , der Feldversuche; die Gleichungen der eingezeichneten Regressionsgeraden lauten:
 $y = 0.983(\pm 0.0309) \cdot x + 0.908(\pm 8.3939)$, $r^2 = 0.97$, $n = 32$ für $TM_{\text{Blattturg}}$
 $y = 0.943(\pm 0.0561) \cdot x - 0.002(\pm 0.1674)$, $r^2 = 0.93$, $n = 32$ für BF_{turg}

6.4 Diskussion

Aufgrund der Bedeutung des Blattwachstums für die Beschreibung der Ertragsbildung und der Transpiration von Pflanzenbeständen wurde im Rahmen dieses Kapitels ein Modellansatz zur Beschreibung des Blattwachstums unter Berücksichtigung der Auswirkungen einer limitierten Wasserversorgung der Pflanzen auf das Blattwachstum entwickelt. Auf Einzelblattniveau wurden Gleichungen zur Beschreibung der Blattbildung, der Seneszenz, der Trockenmasse- sowie der Blattflächenentwicklung vorgestellt und anhand der im Rahmen dieser Arbeit erhobenen Daten parametrisiert und evaluiert.

Dass die Wasserversorgung keinen Einfluss auf die Blattbildungsrate hatte, ist darin begründet, dass es in allen Versuchen erst zum Ende der Vernalisation und auch dann nur zu einer leichten Differenzierung in der Wasserversorgung kam. Auch ist die Blattbildung zu diesem Zeitpunkt fast abgeschlossen (Kage und Stützel, 1999). Die unterschiedlich schnelle Blattbildung zwischen den Pflanzen der Feld- und der

Gefäßversuche, speziell während der linearen Phase, könnte auf eine bessere und schnellere Anwachsphase der Pflanzen der Gefäßversuche zurückzuführen sein.

Die Berechnung der Seneszenzrate der Blätter von der Temperatursumme, der Wasserversorgung und der Beschattung ist zwar eine starke Vereinfachung des komplexen Seneszenzprozesses der Blätter, aber auch andere Modellansätze, z.B. Carberry *et al.* (1993a), Manschadi *et al.* (1998), Meinke *et al.* (1998) oder Williams *et al.* (1989) zeigen, dass diese Steuergrößen geeignet sind, die Seneszenz von Blattapparaten hinreichend genau zu charakterisieren. Der recht hohe Schwellenwert, ab dem sich Trockenstress erst auf die Seneszenzrate auswirkt $\Psi_{\text{WRBZsen}} = -365$ [kPa], ist darauf zurückzuführen, dass sich die Blumenkohlpflanzen während der Stressphase physiologisch noch vor der Blüte befunden haben und erst bei extremem Trockenstress mit einer erhöhten Seneszenz reagierten. Diese höhere Trockenstresstoleranz von Pflanzen vor der Blüte belegen auch Ergebnisse von Flénet *et al.* (1996) und Wopereis *et al.* (1996). Letztgenannte zeigten auch, dass die Seneszenzrate nach Überschreitung eines kritischen Bodenwasserpotentials schnell ansteigt, wie es auch bei Blumenkohl der Fall ist.

Da die Blattanlage für alle Versuchsglieder zur gleichen Zeit erfolgte (Abb. 6.2), sind die Unterschiede der maximalen Blatttrockenmassen der Blattgruppen der einzelnen Versuchsglieder im unterschiedlichen Trockenmassezuwachs der Gesamtblatttrockenmasse begründet. Die Genauigkeit des Ansatzes hängt stark von der exakten Beschreibung der Blattbildung und der Zuwachsrate der Gesamttrockenmasse ab. Für eine Diskussion, die sich aus diesem Sachverhalt ergibt, siehe Kage *et al.* (2000a).

Die Berechnung der Blattfläche mittels der SLA oder deren Reziprokwert, des spezifischen Blattgewichts, hat sich in vielen Modellansätzen bewährt (Alt, 1999; Connor und Fereres, 1999; Grant, 1989; Kage und Stützel, 1999; Manschadi *et al.*, 1998). Ein kritischer Punkt dieses Ansatzes ist, dass die SLA keine konstante Größe ist, sondern aufgrund von Umwelteinflüssen variiert (Tardieu *et al.*, 1999). In Bezug auf die in dieser Arbeit behandelte Problematik ist der Einfluss von Trockenstress auf die SLA von entscheidender Bedeutung. Der Einfluss der Lichtintensität oder der Temperatur auf die SLA, wie er von Alt (1999) bzw. Olesen und Grevsen (1997) für Blumenkohl nachgewiesen wurde, konnte, da beide Faktoren nicht systematisch variiert wurden und keinen großen Einfluss auf die SLA hatten, vernachlässigt werden. Dies

belegen die Bestimmtheitsmaße zwischen gemessenen und berechneten Blattflächen der Versuchsglieder GG W1, FV96 W1 und FV97 W1, die alle über 0.95 liegen. Da in diesen Varianten kein Trockenstress auftrat, wurden die Blattflächen nur mit der konstanten SLA_0 berechnet (Gl. 6.6). Die niedrigere SLA_0 der Einzelpflanzen der Gefäßversuche gegenüber der SLA_0 der Feldversuche, in denen die Pflanzen in einem Bestand aufwuchsen, lässt sich auf die stärkere mechanische Beanspruchung der Blätter der Einzelpflanzen durch Wind erklären. Mit -62 [kPa] entspricht Ψ_{WRSLA} ungefähr dem Bodenwasserpotential bei Feldkapazität. Dieser Wert erscheint recht hoch, wird aber von den von Sadras und Milroy (1996) zusammengestellten Versuchsergebnissen gestützt, die zeigen, dass es bei einigen Pflanzenarten bei ähnlichen Bodenwassergehalten zu einer Einschränkung des Blattwachstums kommt. Die positive Wirkung von osmotischer Anpassung auf das Streckungswachstum ist gut dokumentiert (Hsiao und Jing, 1987), auch wenn die sich nach der Lockhart Gleichung (Lockhart, 1965) ergebende Wirkung über den Turgor nicht unumstritten ist (Boyer *et al.*, 1985; McDonald und Davies, 1996). Für die Modellierung des Blattwachstums von Blumenkohl scheint die Berücksichtigung der osmotischen Anpassung zwingend notwendig, da mit der alleinigen Reduzierung der SLA aufgrund von Trockenstress keine zufriedenstellende Beschreibung der Blattflächen von intermittiert gestressten Pflanzen möglich ist (Abb. 6.8). Dass die osmotische Anpassung auch noch nach Wiederbewässerung positiv auf das Blattwachstum wirkt, wird auch durch die Ergebnisse von Hoogenboom *et al.* (1987b) und Rawson und Turner (1982b) unterstützt. In beiden Fällen kam es nach Wiederbewässerung gestresster Pflanzen zu einem gegenüber der Kontrolle verstärkten Blattwachstum. Die leichte Überschätzung der Blattfläche von GG W4 (Abb. 6.6) ist hauptsächlich auf eine, durch eine nicht genaue Berechnung der seneszenten Blätter bedingte, Überschätzung der Blattflächen begründet, und nicht, wie in bezug auf die Ergebnisse von Lecoœur *et al.* (1995) vermutet werden könnte, auf eine durch den Trockenstress bedingte geringere Anlage von Zellen. Dieser Aspekt scheint bei Blumenkohl keine entscheidende Rolle zu spielen, wie aus der leichten Unterschätzung der Blattfläche von GG W3 (Abb. 6.6) abzuleiten ist. Käme es während Trockenstressphasen zu einer drastischen, nicht reversiblen Reduzierung der angelegten Blattzellen, müsste es auch bei dieser Variante zu einer Überschätzung der Blattfläche kommen.

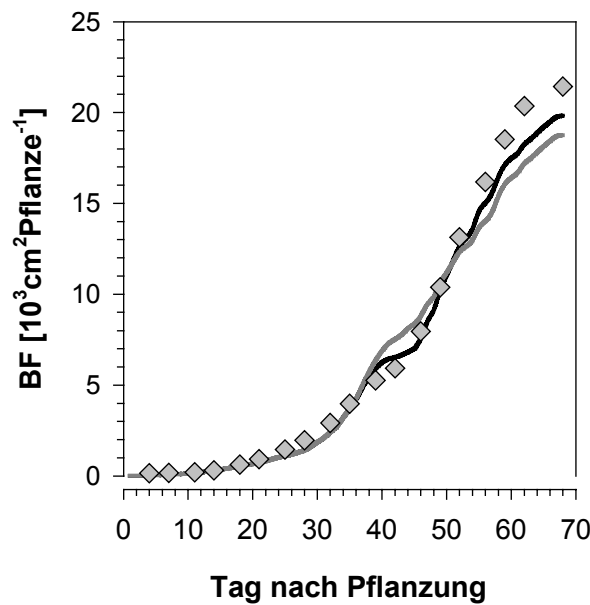


Abb. 6.8: Zeitlicher Verlauf der Blattfläche der intermittiert gestressten Variante im Großgefäßversuch, GG W3; Symbole repräsentieren Messwerte, schwarze Linien mit osmotischer Anpassung berechneten Verlauf, graue Linien ohne osmotische Anpassung berechneten Verlauf

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass das Blattflächenwachstum von Blumenkohl sehr sensibel und früh auf eine Verknappung des Wasserangebotes reagiert. Bei Trockenstress kommt es zu einer deutlichen Absenkung des osmotischen Potentials in den Blättern, mit positiven Auswirkungen auf das Blattflächenwachstum. Eine Reduzierung der Blattfläche durch zeitweiligen Trockenstress kann durch ein verstärktes Blattflächenwachstum nach Wiederbewässerung kompensiert werden. Der vorgestellte Modellansatz ist in der Lage, die obengenannten Anpassungsreaktionen in Abhängigkeit vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum abzubilden.

7 Trockenmasseproduktion von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen

7.1 Einleitung

Um die Bedeutung der in den Kapiteln 5 und 6 beschriebenen Auswirkungen einer limitierten Wasserversorgung auf die Ertragsbildung von Blumenkohl bewerten zu können, müssen diese in ein Modell zur Beschreibung der Trockenmasseproduktion eingebunden werden. Hierbei gilt es, neben den beschriebenen Anpassungsreaktionen auch die direkte Auswirkung einer limitierten Wasserversorgung auf die Trockenmasseproduktion zu berücksichtigen. In bezug auf diese Problematik sind eine Vielzahl von Modellansätzen vorgeschlagen worden, welche die Trockenmasseproduktion von Pflanzen in Abhängigkeit von der Wasserversorgung beschreiben. Die einfachste Kopplung zwischen Wasserversorgung und Trockenmasseproduktion stellen jene Modellansätze dar, welche die Trockenmasseproduktion mittels der Wassernutzungseffizienz, WUE, aus der aktuellen Transpiration, T_{akt} , der Pflanzen berechnen. Eine Übersicht und Bewertung dieser Ansätze findet sich bei Tanner und Sinclair (1983). Modelle, welche, wenn auch auf unterschiedlichem Abstraktionsniveau, die Trockenmasseproduktion nur in Abhängigkeit von der Einstrahlung berechnen, berücksichtigen den Einfluss der Wasserversorgung meist über einen Stressfaktor. Dieser ist entweder von der relativen Transpiration (Jones und Ritchie, 1990; Stockle und Campbell, 1985; van Keulen und Seligman, 1987; Williams *et al.*, 1989) oder vom relativen Anteil pflanzenverfügbaren Wassers im Boden (Hammer und Muchow, 1994; Manschadi *et al.*, 1998) abhängig. Sehr komplexe Modelle, welche die Verbindung von Trockenmasseproduktion und Wasserhaushalt sehr detailliert auf Blattebenen beschreiben, sind von Braud *et al.* (1995), Collatz *et al.* (1991), Friend (1995) oder Oliso *et al.* (1996) vorgestellt worden. Die Kopplung zwischen Trockenmasseproduktion und Wasserstatus der Pflanze erfolgt dabei über eine Beschreibung der Assimilation und der Transpiration in Abhängigkeit vom stomatären Widerstand, welcher unter anderem auch vom Wasserstatus der Pflanze beeinflusst wird. Diese stark mechanistisch ausgerichteten Modelle haben allerdings den Nachteil, dass sie eine Vielzahl von nur unter hohem Aufwand zu erfassenden Parametern benötigen.

Ziel dieses Teils der Arbeit ist es, anhand der Daten der drei Feldversuche ein Modell zur Trockenmasseproduktion von Blumenkohlbeständen zu entwickeln, das es er-

möglichst, unter Einbindung der in Kapitel 5 und 6 vorgestellten mathematischen Beschreibungen der Anpassungsreaktionen an Trockenstress, das Wachstum von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen zu beschreiben.

7.2 Modellbeschreibung

Der Modellansatz zur Trockenmasseproduktion basiert auf einem von Kage und Stützel (1999) vorgestellten und sukzessive erweiterten (Kage *et al.*, 2000a; Kage und Stützel, 2000) Modell zur Trockenmasseproduktion für ungestresste Blumenkohlpflanzen. Der Trockenmassezuwachs wird darin als Funktion der aufgenommenen photosynthetisch aktiven Strahlung, Q [$\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$], und der Lichtnutzungseffizienz, LUE [$\text{g}\cdot\text{MJ}^{-1}$], der Pflanzen berechnet:

$$\frac{d\text{TM}_{\text{ges}}}{dt} = Q \cdot \text{LUE} \quad (7.10)$$

LUE ist eine Funktion der photosynthetisch aktiven Strahlung an der Bestandesobergrenze, PAR [$\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$]:

$$\text{LUE} = \text{LUE}_0 - a_{\text{LUE}} \cdot \text{PAR} \quad (7.11)$$

mit LUE_0 : maximal mögliche LUE [$\text{g}\cdot\text{MJ}$]

a_{LUE} : Schätzparameter [$\text{g}\cdot\text{m}^2\cdot\text{MJ}^{-2}$]

Q wird nach Monsi und Saeki (1953) sowie aufgrund der Ergebnisse von Röhrig (1999) in Abhängigkeit von I_{PAR} , dem Blattflächenindex, LAI [-], dem Extinktionskoeffizienten, k [-] (0.75), und einem vom relativen Bedeckungsgrad des Bodes, rgc [-], abhängigen Korrekturfaktor, Clf [-] (Gl. 7.13), berechnet:

$$Q = \text{Clf} \cdot \frac{\text{PAR}}{\text{Tag}} \cdot (1 - e^{-k \cdot \text{LAI}}) \quad (7.12)$$

$$\text{Clf} = 0.77 + 0.28(1 - e^{-1.65k \cdot \text{rgc}}) \quad (7.13)$$

rgc wiederum wird aus dem Pflanzendurchmesser, D [m], abgeleitet (Gl. 7.14), der von der vegetativen Trockenmasse der Pflanzen, TM_{veg} abhängt (Röhrig, 1999) (Gl. 7.15).

$$\text{rgc} = \min\left(D^2 \cdot \frac{\pi}{4}, 1.0\right) \quad (7.14)$$

$$D = \frac{0.656 \cdot TM_{veg}}{46.31 + TM_{veg}} \quad (7.15)$$

Der Einfluss der Wasserversorgung der Pflanzen wird in Anlehnung an Hanks (1974) durch die Multiplikation des Trockenmassezuwachses mit der relativen Transpirationsrate, T_{akt}/T_{pot} [-], quantifiziert:

$$\left(\frac{dTM_{ges}}{dt} \right)_{akt} = \frac{dTM_{ges}}{dt} \cdot \frac{T_{akt}}{T_{pot}} \quad (7.16)$$

Parametrisierung

Die Berechnung der potentiellen und aktuellen Transpiration erfolgte mit dem in Kapitel 5 beschriebenen Wasserhaushaltsmodell. Neben den Wetterdaten dienten dabei auch die an die Messdaten angepassten Blattflächenindizes (siehe Kapitel 5) und die aus den in Kapitel 5 berechneten Bodenwassergehalten abgeleiteten mittleren Bodenwasserpotentiale im Wurzelraum als Eingabegrößen. Auf dieser Basis wurden anhand der Daten aller Versuchsglieder der 3 Feldversuchsjahre die Parameter von Gl. 7.11 (LUE_0 und a_{LUE}) geschätzt. Die Zeitschrittweite der Berechnung des Trockenmassezuwachses betrug einen Tag.

Die indirekte Evaluierung des Modells erfolgte durch die Einbindung der in Kapitel 5 und 6 vorgestellten mathematischen Beschreibungen der Anpassungsreaktionen an Trockenstress in das Modell. Somit waren bei der Evaluierung die Wetterdaten die einzigen Eingabegrößen.

7.3 Ergebnisse

Die unterschiedliche Wasserversorgung führte zu einer Differenzierung der gebildeten oberirdischen Trockenmassen (Abb. 7.1). 1995 war dies aufgrund des Witterungsverlaufs und der damit verbundenen deutlichen Differenzierung in der Wasserversorgung am stärksten ausgeprägt. Aufgrund der Höhe und der Verteilung der natürlichen Niederschläge (Abb. 3.2) kam es 1996 nur bei der nicht bewässerten Variante und 1997 bei keiner gestressten Variante zu einer signifikant geringeren Trockenmasseproduktion gegenüber der Kontrolle.

Durch den vorgestellten Modellansatz, in dem der Wert von a_{LUE} 0.36 von Kage und Stützel (2000) übernommen werden konnte und sich für LUE_0 ein Wert von

$7.09(\pm 0.155) \text{ [g} \cdot \text{MJ}^{-1}]$ ergab, wird der zeitliche Verlauf der Trockenmasseproduktion gut abgebildet (Abb. 7.1).

Zwar kam es 1997 während der letzten 20 Tage der Wachstumsphase zu einer Überschätzung der Trockenmasseproduktion, wodurch die Endtrockenmassen dieses Versuchsjahres leicht überschätzt wurden. Aber wie die Regressionsgleichung verdeutlicht (Gl. 7.17), ist die Übereinstimmung zwischen den berechneten und gemessenen oberirdischen Trockenmassen sehr gut.

$$TM_{S\text{gemessen}} = 0.964(\pm 0.0447) \cdot TM_{S\text{simuliert}} + 29.8(\pm 17.77) \text{ mit } r^2 = 0.94, n = 32 \text{ (7.17)}$$

Dies belegt auch die indirekte Evaluierung des Modells durch die Kombination mit den in Kapitel 5 und 6 vorgestellten Ansätzen. Zwar führt die teilweise Überschätzung der Trockenmasseproduktion zu geringfügigen Abweichungen im Bereich des Blattwachstums (Tab. 7.1), dies beeinträchtigt aber die Abbildungsgenauigkeit des Modells in Bezug auf die Gesamttrockenmasse und auf die für die Ertragssimulation wichtige Kopftrockenmasse nicht wesentlich, wie die in Tab. 7.1 und die beispielhaft für 1995 in Abb. 7.2 dargestellten Ergebnisse zeigen. Auch die sich aus den Abweichungen im Blattbereich ergebenden Auswirkungen auf den Bodenwasserhaushalt sind gering. Mit Werten von 0.77, 0.52 und 0.45 liegen die Bestimmtheitsmaße der Regressionsrechnungen zwischen berechneten und gemessenen Bodenwassergehalten der einzelnen Versuche FV95, FV96 bzw. FV97 im gleichen Bereich wie bei den Berechnungen mit einem optimal an den Messdaten angepassten LAI (vgl. Tab. 5.4).

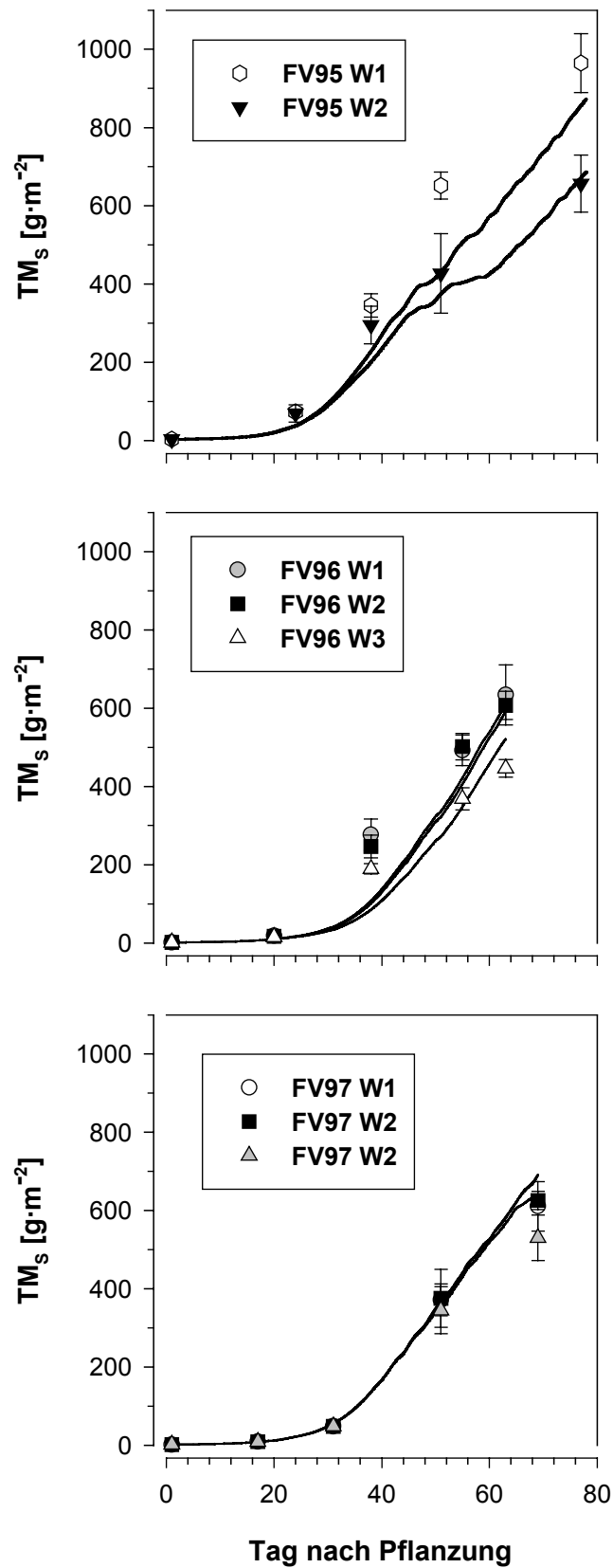


Abb. 7.1: Entwicklung der oberirdischen Trockenmassen TM_s der einzelnen Varianten der Feldversuche; Symbole repräsentieren Messdaten, Fehlerbalken deren Standardabweichung und Linien den simulierten Verlauf

Tab. 7.1: Steigung, Y_1 , y-Achsenabschnitt, Y_2 , Bestimmtheitsmaß, r^2 , sowie Anzahl der verwendeten Datenpunkte, n , der Regressionsgeraden zwischen den gemessenen und simulierten Trockenmassen der oberirdischen Trockenmassen, TM_S , der einzelnen oberirdischen Pflanzenorgane sowie der Blattflächen, LAI, der Feldversuche 1995-97, FV95, FV96 bzw. FV97; Werte in Klammern kennzeichnen die Standardfehler

| Organ | Y_1 | Y_2 | r^2 | n |
|--------|------------------------|------------------------|-------|-----|
| TM_S | 0.965 (± 0.0514) | 25.3 (± 20.50) | 0.92 | 32 |
| Kopf | 0.972 (± 0.0764) | 12.5 (± 8.32) | 0.90 | 21 |
| Blatt | 0.789 (± 0.0604) | 26.1 (± 18.40) | 0.85 | 32 |
| Strunk | 0.887 (± 0.0814) | 1.4 (± 3.75) | 0.80 | 32 |
| LAI | 0.760 (0.0760) | 0.429 (± 0.2513) | 0.77 | 32 |

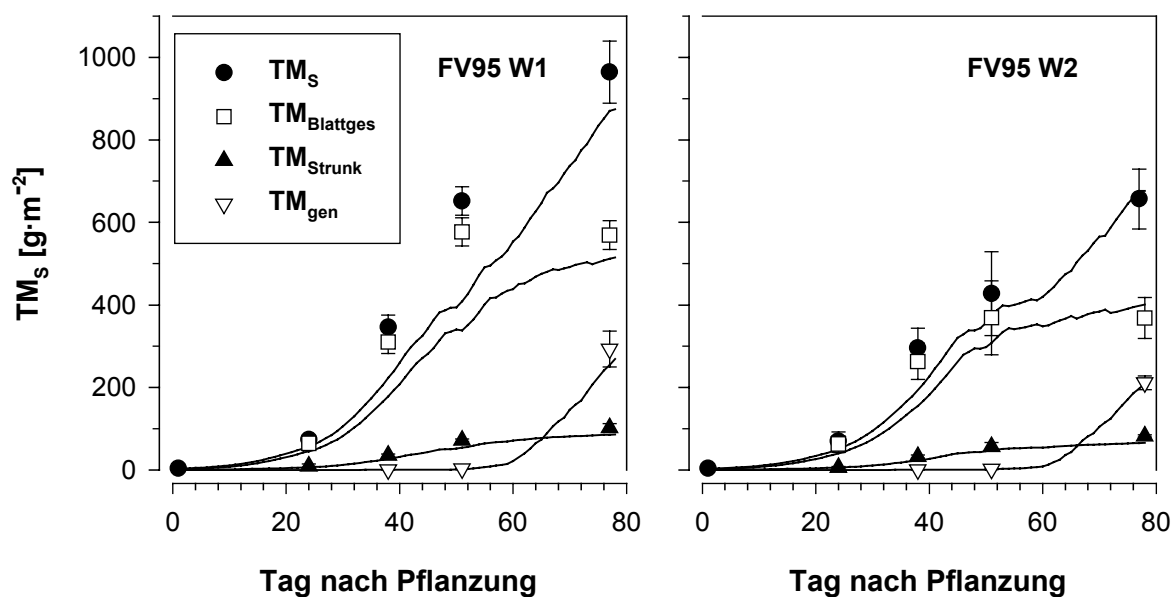


Abb. 7.2: Beispielhafte Darstellung des zeitlichen Verlaufs der oberirdischen Trockenmasse, TM_S , sowie der Blätter, des Strunks und des Kopfs, TM_{Blattges} , TM_{Strunk} bzw. TM_{veg} der beiden Varianten des Feldversuchs 1995. Datenpunkte repräsentieren Messdaten, Fehlerbalken deren Standardabweichung und Linien den simulierten Verlauf

7.4 Diskussion

Durch das häufig zeitgleiche Auftreten von mehreren Anpassungsreaktionen und deren Wechselwirkungen zwischeneinander kann die Ertragsrelevanz einzelner Anpassungsreaktionen auf empirischem Weg nur durch umfangreiche Versuchsreihen abgeschätzt werden. Eine Hilfe zur Bewertung einzelner Anpassungsreaktionen bietet daher die Anwendung von Simulationsmodellen, welche die Zusammenhänge zwischen Wasserversorgung, Anpassungsreaktionen und Ertrag anhand von mathematischen Formulierungen quantifizieren können (Ludlow und Muchow, 1990). Während die Auswirkungen von Trockenstress auf die Partitionierung und das Blattwachstum schon in den Kapiteln 5 und 6 beschrieben wurde, lag in diesem Kapitel der Schwerpunkt auf der Trockenmasseproduktion.

Leider konnte der in Kapitel 5 für die Gefäßversuche entwickelte und auf der TUE basierende Modellansatz zur Berechnung der Trockenmasseproduktion nicht auf die Feldversuche übertragen werden, da sich anhand der mit dem Wasserhaushaltsmodell berechneten Transpiration zeigte, dass die TUE der gut bewässerten Varianten für die einzelnen Versuchsjahre nicht einheitlich war. Um dies auszugleichen, hätte bei der Berechnung der aktuellen Transpiration das mittlere Sättigungsdefizit der Luft, SD_{ave} , berücksichtigt werden müssen (Gl. 7.19).

$$\frac{dTM_s}{dt} = T_{act} / SD_{ave} \cdot TUE \quad (7.18)$$

In den ersten Rechnungen zur Neuparametrisierung des Modellansatzes zeigte sich, dass es an Tagen mit einem niedrigen SD_{ave} zu einer deutlichen Überschätzung des Trockenmassezuwachses kam und der zeitliche Verlauf der Trockenmasseproduktion nicht hinreichend genau beschrieben werden konnte.

Aufgrund dieser Tatsache wurde versucht, einen bestehenden und auf der Lichtnutzungseffizienz basierenden Modellansatz von Kage *et al.* (1999), Kage *et al.* (2000a), Kage und Stützel (2000), mit dem die Trockenmasseproduktion von ungestressten Blumenkohlpflanzen gut beschrieben werden kann, so zu erweitern, dass auch die Trockenmasseproduktion unter Trockenstressbedingungen abgebildet werden kann.

Ausgehend von der Beobachtung, dass es unter Trockenstressbedingungen langfristig zu einer Beeinträchtigung der Netto-Assimilationsleistung je Blattflächeneinheit kommt (Flénet *et al.*, 1996; Nicolodi *et al.*, 1988; Ritchie *et al.*, 1990), und dass sich

die Strahlungsaufnahme je Blattflächeneinheit nicht wesentlich ändert, muss unter Trockenstressbedingungen auch die LUE abnehmen. Da die Verringerung der Nettoassimilationsleistung hauptsächlich durch eine Verengung der Stomataöffnungen bedingt ist (Dietz und Heber, 1983) und die Stomataregulierung eng mit der Transpiration verknüpft ist (siehe Kapitel 4), liegt es nahe, die LUE in Abhängigkeit von der relativen Transpirationsrate zu verändern, wie es auch in anderen Wachstumsmodellen erfolgt, z.B. Jones und Ritchie (1990), Soltani *et al.* (1999), van Keulen und Seligman (1987) oder Williams *et al.* (1989). Für eine Beeinflussung der LUE durch die Transpiration sprechen auch die Ergebnisse von Jefferies und Makerron (1989), McIntyre *et al.* (1993), Nam *et al.* (1998) und Stockle und Kiniry (1990), welche eine Verringerung der LUE mit sinkendem Bodenwassergehalt bzw. mit steigendem Sättigungsdefizit der Luft beobachteten.

Der geschätzte Wert von LUE_0 ist etwas niedriger als der von Kage *et al.* (2000b) ermittelte ($7.36 \text{ [g} \cdot \text{MJ}^{-1}]$). Dies könnte in der Terminierung der zur Parametrisierung verwendeten Datensätze begründet sein. Kage *et al.* (2000b) nutzten überwiegend Frühjahrssätze, so dass davon ausgegangen werden kann, dass das mittlere Sättigungsdefizit der Luft während der Wachstumsperiode niedriger war, als bei den hier im Sommer durchgeführten Versuchen. Nach Kiniry *et al.* (1999) ließe sich so die Abnahme von LUE_0 in den hier vorgestellten Versuchen erklären.

Die gute Übereinstimmung der Simulation mit den Messergebnissen, die sich aus der Kombination des vorgestellten Ansatzes mit den in Kapitel 5 und 6 vorgestellten mathematischen Beschreibungen der Anpassungsreaktionen an Trockenstress ergibt (Tab. 7.1), unterstützt die auch durch andere Arbeiten, z.B. Kage und Stützel (2000), Kiniry *et al.* (1992) oder Stützel und Aufhammer (1991b) belegte These, dass sich das Wachstum von Pflanzen durch Modelle, welche auf der Lichtnutzungseffizienz beruhen, gut beschreiben läßt.

Auch wenn der vorgestellte Modellansatz zur Trockenmasseproduktion von Blumenkohl noch einer weiteren Überprüfung durch andere Bewässerungsversuche bedarf, bleibt festzuhalten, dass er es ermöglicht, die Ertragsbildung von Blumenkohl unter Trockenstress gut zu beschreiben.

8 Schlussbetrachtung

Die zunehmende Reglementierung von Beregnungsmengen erfordert bei gleichzeitiger Sicherung des Ertragsniveaus einen ertragseffizienteren Einsatz des Produktionsfaktors Beregnungswasser. Hierfür ist eine exakte Kenntnis der Beziehung zwischen Produktivität und Wasserversorgung unter Berücksichtigung des Bodenwasserhaushalts und der verschiedenen Anpassungsreaktionen von Pflanzen an Trockenheit erforderlich. Deshalb gilt es, das Ausmaß und den zeitliche Verlauf der Anpassungsreaktionen sowie deren Auswirkungen auf den Ertrag der Kulturen zu erfassen und bei der Bewässerungssteuerung zu berücksichtigen. Die Beregnungsmenge und der Beregnungszeitpunkt können so am tatsächlichen Pflanzenbedarf ausgerichtet und eine effiziente Nutzung des Wassers durch die Pflanze gewährleistet werden. Zur genauen Quantifizierung der Anpassungsreaktionen und der sich daraus ergebenden Wasserversorgung der Pflanze ist eine mathematische Beschreibung dieser komplexen Zusammenhänge in einem ertragsorientierten Wachstumsmodell erforderlich. Das Ziel dieser Arbeit war deshalb, die Wechselwirkungen zwischen dem Wasserangebot und den Anpassungsmechanismen der Intensivkultur Blumenkohl an Trockenstress auf relativ detaillierter, prozessorientierter Grundlage zu beschreiben, so dass sich durch die Kombination dieser Modellansätze mit einem Ertragsbildungs- sowie Wasserhaushaltsmodell die Bedeutung der einzelnen Anpassungsreaktionen für die Ertragsbildung ableiten lässt.

Die Quantifizierung der Anpassungsreaktionen von Blumenkohl an Trockenstress konnte in den Bereichen Stomataregulierung (Kapitel 4), Wurzelwachstum (Kapitel 5) und Blattwachstum (Kapitel 6) über eine Beschreibung der Induzierung und des Ausmaßes der einzelnen Anpassungsreaktionen vom mittleren Bodenwasserpotential im Wurzelraum, Ψ_{WR} , erreicht werden. Die Kopplung der obengenannten Anpassungsreaktionen an Ψ_{WR} stellt eine starke Vereinfachung der komplexen funktionalen Zusammenhänge zwischen einer limitierten Wasserversorgung und den einzelnen Reaktionsmechanismen der Pflanzen dar. Aufgrund der Güte der erzielten Übereinstimmung zwischen gemessenen und mit den einzelnen Modellansätzen berechneten stomatären Widerständen ($r^2=0.76$), der Durchwurzelungstiefe ($r^2=0.69$), der Wurzellängendichten ($r^2=0.80$), der Blattmassen ($r^2=0.97$) sowie der Blattflächen ($r^2=0.93$) erscheint dies aber gerechtfertigt. Dass sich Ψ_{WR} als einheitliche Steuergröße für alle drei genannten Anpassungsreaktionen eignet, liegt an seiner engen Verknüpfung mit den in der Literatur genannten, direkt an der Steuerung der einzel-

nen Vorgänge beteiligten Größen. So führt eine limitierte Wasserversorgung sowohl zu einer verstärkten Abszisinsäurekonzentration in der Pflanze (Thompson *et al.*, 1997), als auch zu einer Abnahme der Wasserpotentiale in den einzelnen Pflanzenorganen (Costa Franca *et al.*, 2000; Henson *et al.*, 1989; Westgate und Boyer, 1985). Da die Bedeutung der beiden genannten Größen für die Anpassungsmechanismen der Pflanzen nicht vollständig geklärt ist (Chazan und Neumann, 1994; Gallardo *et al.*, 1994; Melkonian und Wolfe, 1993; Saab und Sharp, 1989; Tardieu und Katerji, 1991; Trejo und Davies, 1991), erscheint es sinnvoller, die Anpassungsreaktionen in Abhängigkeit von der ursächlichen Größe, dem knappen Wasserangebot, zu beschreiben. Zumal die Modellierung der Abszisinsäurekonzentration oder z. B. des Blattwasserpotentials eine größere Anzahl von Parametern benötigen (Jones und Tardieu, 1998; Campbell und Turner, 1990) (vgl. auch Modellansätze zur Stomataregulierung Kapitel 4), welche für Blumenkohl noch nicht ermittelt wurden. Ferner ermöglicht die Verwendung von Ψ_{WR} als Steuergröße auch die relativ einfache Übertragung der Modellstruktur auf andere Kulturarten, da es sich direkt aus den Daten eines Wasserhaushaltsmodells ableiten lässt.

Auch wenn die in den Kapiteln 4 bis 7 beschriebenen Modellansätze zur quantitativen Beschreibung der Anpassungsreaktionen von Blumenkohl an Trockenstress noch einer weiteren Evaluierung bedürfen, soll hier eine erste Abschätzung der Ertragswirksamkeit der Anpassungsreaktionen erfolgen. Hierzu werden beispielhaft die Auswirkungen der Anpassungsreaktionen auf den Ertrag der gestressten Variante im Feldversuch 1995 (FV95 W2) bewertet. FV95 W2 wurde gewählt, da es hier aufgrund der Witterung zu der stärksten Ausprägung von Trockenstress kam. Um die Bedeutung der Anpassungsreaktionen zu bewerten, wurden mehrere Simulationsrechnungen durchgeführt, in denen jeweils eine Anpassungsreaktion nicht berücksichtigt wurde. Die Bewertung der Anpassungsreaktionen erfolgte anhand der sich aus Simulationsrechnungen ergebenden oberirdischen und generativen Trockenmassen, TM_S bzw. TM_{gen} , die mit den unter Berücksichtigung aller Anpassungsreaktionen berechneten Trockenmassen in Bezug gesetzt wurden. Aus der prozentualen Abweichung lässt sich die Bedeutung der Anpassungsreaktion für den Ertrag ableiten (Tab. 8.1). Negatives Vorzeichen bedeutet, die Anpassungsreaktion hat einen positiven Effekt auf die Trockenmasse, positives Vorzeichen bedeutet, die Anpassungsreaktionen hat einen negativen Effekt auf die Ertragsbildung.

Tab. 8.1: Die sich aus Simulationsrechnungen ergebende Bedeutung der einzelnen Anpassungsreaktion für die oberirdischen und generativen Trockenmassen TM_s bzw. TM_{gen} von FV95 W2 zum Kulturende (weiter Erläuterungen siehe obigen Text)

| Nicht berücksichtigte Anpassungsreaktion | Veränderung TM_s [%] | Veränderung TM_{gen} [%] |
|------------------------------------------|------------------------|----------------------------|
| Osmotische Anpassung | -11.6 | -16.9 |
| Durchwurzelungstiefe | -7.3 | -1.7 |
| Reduzierung der Blattfläche | -1.2 | -0.5 |
| Durchwurzelungsintensität | +7.4 | +9.5 |

Als die Anpassungsreaktion mit dem größten Effekt auf die Ertragsbildung stellte sich anhand der Modellrechnungen die Absenkung des osmotischen Potentials der Blattzellen heraus. Ohne die osmotische Anpassungsreaktion käme es zu einer deutlichen geringeren Blattfläche (ca. –35%), welche zu der in Tab. 8.1 gezeigten Reduzierung der Trockenmassen führt. Insbesondere unter wechselnden Wasserversorgungssituationen hat die osmotische Anpassung der Blattzellen gestresster Pflanzen eine große Bedeutung. Die osmotische Anpassung führt in einer der Trockenstresssituation folgenden Phase mit ausreichender Wasserversorgung zu einem verstärkten Blattflächenwachstum und somit zu einer Kompensierung der unter Trockenstress erfolgten Reduzierung der Blattfläche. Die Bedeutung der osmotischer Anpassung für die Ertragsbildung, welche sich aus den Modellrechnungen ergibt, ist auch für andere Kulturarten belegt, z.B. Gerste (*Hordeum vulgare* L.) Blum (1989), Kichererbse (*Cicer arietinum* L.) Morgan (1992) oder Erbsen (*Pisum sativum* L.) Rodriguez-Maribona *et al.* (1992).

Ohne ein verstärktes Tiefenwachstum der Wurzeln käme es unter den gegebenen Witterungsbedingungen zu einer Verminderung der Kopftrockenmasse von 1.7%, was vordergründig auf eine geringe Bedeutung dieser Anpassungsreaktion für den Ertrag hindeutet. Hierbei gilt es aber auch, die erhebliche Reduzierung der gesamten oberirdischen Trockenmasse zu berücksichtigen, die sich maßgeblich in einer verminderten Blatttrockenmasse niederschlägt. Dadurch kommt es zu einer Verminderung der Blattfläche von ca. 15% während der Kopfbildungsphase, wodurch die Selbstbedeckung der Blume eingeschränkt sein kann, was zu Qualitätseinbußen führen kann. Ferner ist zu bedenken, dass die Durchwurzelungstiefe auf dem Standort auf 1.2 m beschränkt war, und die Pflanzen diese Tiefe schon etwa am 50. Tag nach

Pflanzung erreicht hatten. Auf tiefgründigeren Böden könnte, da die Durchwurzelungstiefe von Blumenkohl durchaus 1.2 m überschreiten kann (Borg und Grimmes, 1986), eine schnellere Tiefendurchwurzelung daher zur Erschließung eines größeren Bodenvolumens und zu einer besseren Wasserversorgung führen.

Die sich aus den Modellrechnungen ergebende, relativ geringe Bedeutung des eingeschränkten Blattwachstums auf die Trockenmassen dürfte in der Verteilung der Niederschläge während des Versuchszeitraums begründet liegen (Abb. 3.2). Nach einer längeren Trockenperiode (30. Bis 60. TNP) war die Wasserversorgung der Pflanzen aufgrund der Niederschläge ab dem 60. TNP wieder ausreichend. Der mögliche Vorteil einer Reduzierung der Blattfläche, die Konservierung von Wasservorräten während der vegetativen Wachstumsphase, um dann eine bessere Wasserversorgung der Pflanzen in späteren Entwicklungsstadien und somit die Ausbildung generativer Ertragsorgane zu gewährleisten (Ludlow und Muchow, 1990), kam dadurch nicht zum tragen. Unter terminalem Trockenstress könnte diese Anpassungsreaktion aber durchaus von Bedeutung sein, da die Ertragsleistung von Blumenkohl eng mit der Wasserversorgung während der Kopfbildungsphase verbunden ist (Wiebe, 1981). Die Bedeutung einer ausreichenden Wasserversorgung zur Kopfbildungsphase verdeutlicht auch die gestresste Variante im Großgefäßversuch GG W2. Obwohl sie erst ab ca. dem 50. TNP unter Trockenstress litt (Abb. 4.1), kam es zu einer deutlichen Reduzierung der Kopftrockenmasse (Abb. 5.8).

Eine höhere Durchwurzelungsintensität, die der Erhöhung von f_r zum Ausgleich einer durch die Austrocknung des Bodens erniedrigten SWL entspricht, hat nach den Modellrechnungen einen negativen Effekt auf die Trockenmasseproduktion. Eine Erhöhung der Durchwurzelungsdichte durch eine verstärkte Partitionierung der Assimilate in die Feinwurzeln führt zu keiner Verbesserung der Wasserversorgung. Die Funktion des beobachteten konstanten Verhältnisses zwischen der oberirdischen Trockenmasse und der Gesamtwurzellänge scheint also nicht in Zusammenhang mit der Wasserversorgung der Pflanzen zu stehen, sondern durch andere Umstände, wie z. B. die Verfügbarkeit oder Aufnahmekapazität von Nährstoffen begründet zu sein.

Diese ersten Ergebnisse von Modellrechnungen verdeutlichen, welche Bedeutung Anpassungsreaktionen auf die Ertragsbildung von Blumenkohl unter wasserlimitierten Bedingungen haben, und dass es begründet erscheint, diese bei der Bewäs-

serungssteuerung zu berücksichtigen. Dies könnte zu Bewässerungsstrategien führen, in denen z. B. mäßiger Trockenstress in einer frühen Wachstumsphase, mit den dadurch induzierten Anpassungsreaktionen, wie z. B. verstärktes Tiefenwachstum der Wurzeln oder eine osmotische Anpassung, bei der Berechnung des späteren Wasserbedarfs berücksichtigt werden.

Auch wenn die komplexen Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Anpassungsreaktionen durch weitere Szenarienrechnungen noch weiter erforscht werden müssen, und auch noch Auswirkungen auf die Qualität stärker berücksichtigt werden müssen, ist mit den in dieser Arbeit vorgestellten Modellansätzen der Grundstein für ein entscheidungsunterstützendes Modell zur Bewässerungssteuerung von Blumenkohl gelegt worden.

9 Literaturverzeichnis

- Allen, R. G., Smith, M., Pereira, L. S. und Perrier, A. (1994). An update for the calculation of reference evapotranspiration. *ICID Bulletin* **43**, 35-92.
- Alt, C. (1999). Modelling nitrogen demand of cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) by using productivity-nitrogen relationships, Universität Hannover, Hannover, Dissertation.
- Asseng, A. (1993). Entwicklung und Anwendung eines Wurzelmodells zur Beschreibung der Biomasse-, Wasser- und Stickstoffdynamik von Winterweizen, Humboldt-Universität, Berlin, Dissertation.
- Beese, F., van der Ploeg, R. R. und Richter, W. (1978). Der Wasserhaushalt einer Löss-Parabraunerde unter Winterweizen und Brache. Computermodelle und ihre experimentelle Verifizierung. *Zeitschrift für Acker- und Pflanzenbau* **146**, 1-19.
- Belaygue, C., Wery, J., Cowan, A. A. und Tardieu, F. (1996). Contribution of leaf expansion, rate of leaf appearance, and stolon branching to growth of plant area under water deficit in white clover. *Crop Science* **36**, 1240-1246.
- Belmans, C., Wesseling, J. G. und Feddes, R. A. (1983). Simulation model of the water balance of cropped soil: SWATRE. *Journal of Hydrology* **63**, 271-286.
- Benjamin, J. G., Ahuja, L. R. und Allmaras, R. R. (1996). Modelling corn rooting patterns and their effects on water uptake and nitrate leaching. *Plant and Soil* **179**, 223-232.
- Bierhuizen, J. F. und Slatyer, R. O. (1965). Effect of atmospheric concentration of water vapour and CO₂ in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agric.Meteorol.* **2**, 259-270.
- Blum, A. (1989). Osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Crop Science* **29**, 230-233.
- Borg, H. und Grimmes, D. W. (1986). Depth development of roots with time: An empirical description. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* **29**, 194-197.
- Boyer, J. S., Cavalieri, A. J. und Schulze, E. D. (1985). Control of the rate of cell enlargement: Excision, wall relaxation, and growth-induced water potentials. *Planta* **163**, 527-543.
- Braud, I., Dantasantonino, A. C., Vauclin, M., Thony, J. L. und Ruelle, P. (1995). A simple soil plant atmosphere transfer model (SISPAT) development and field verification. *Journal of Hydrology* **166**, 213-250.
- Brouwer, R. (1983). Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. agric. Sci.* **31**, 335-348.

- Bunce, J. A. (1997). Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? *Plant, Cell and Environment* **20**, 131-135.
- Campbell, G. S. und Norman, J. M. (1998). Environmental Biophysics. Springer-Verlag, New York Berlin Heidelberg.
- Campbell, G. S. und Turner, N. C. (1990). Plant-soil-water relationships. In Management of farm irrigation systems (G. J. Hoffman, T. A. Howell und K. H. Solomon, eds.), S. 13-29. American Society of Agricultural Engineers, St. Joseph, MI.
- Carberry, P. S., Hammer, G. L. und Muchow, R. C. (1993a). Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. III. Senescence and prediction of green leaf area. *Field Crops Research* **33**, 329-351.
- Carberry, P. S., Muchow, R. C. und Hammer, G. L. (1993b). Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. II. Individual leaf level. *Field Crops Research* **33**, 311-328.
- Chapman, S. C., Hammer, G. I. und Meinke, H. (1993). A sunflower simulation model: I. Model development. *Agronomy Journal* **85**, 725-735.
- Chartzoulakis, K., Noitsakis, B. und Theerios, I. (1993). Photosynthesis, plant growth and carbon allocation in kiwi cv *Hayvard*, as influenced by water deficits. *Acta Horticulturae* **335**, 227-234.
- Chazan, O. und Neumann, P. M. (1994). Hydraulic signals from the roots and rapid cell-wall hardening in growing maize (*Zea mays* L.) leaves are primary response to polyethylene glycol-induced water deficits. *Plant Physiology* **104**, 1385-1392.
- Chen, J.-L. und Reynolds, J. F. (1997). A coordination model of whole-plant carbon allocation in relation to water stress. *Annals of Botany* **80**, 45-55.
- Clarke, J. M. und McCaig, T. N. (1982). Leaf diffusive resistance, surface temperature, osmotic potential and $^{14}\text{CO}_2$ -assimilation capability as indicators of drought intensity in rape. *Canadian Journal of Plant Science* **62**, 785-789.
- Collatz, G. J., Ball, J. T., C., G. und Berry, J. A. (1991). Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology* **54**, 107-136.
- Connor, D. J. und Fereres, E. (1999). A dynamic model of crop growth and partitioning of biomass. *Field Crops Research* **63**, 139-157.
- Costa Franca, M. G., Pham Thi, A. T., Pimentel, C., Pereyra Rossiello, R. O., Zuily-Fodil, Y. und Laffray, D. (2000). Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. *Environmental and Experimental Botany* **43**, 227-237.

- Cox, W. J. und Jolliff, G. D. (1987). Crop-water relation of sunflower and soybean under irrigated and dryland conditions. *Crop Science* **27**, 553-557.
- Cruz, R. T., Toole, J. C., Dingkuhn, M., Yambao, E. B., Thangaraj, M. und De Datta, S. K. (1986). Shoot and root response to water deficits in rainfed lowland rice. *Australian Journal of Plant Physiology* **13**, 567-575.
- Denmead, O. T. und Shaw, R. H. (1962). Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. *Agronomy Journal* **45**, 385-390.
- Dietz, K. J. und Heber, U. (1983). Carbon dioxide gas exchange and the energy status of leaves of *Primula palinury* under water stress. *Planta* **158**, 349-356.
- Eavis, B. W. und Taylor, H. M. (1979). Transpiration of soybeans as related to leaf area, root length, and soil water content. *Agronomy Journal* **71**, 441-445.
- Ehlers, W. (1997). Zum Transpirationskoeffizienten von Kulturpflanzen unter Feldbedingungen. *Pflanzenbauwissenschaften* **1**, 97-108.
- Flénet, F., Bouniols, A. und Saraiva, C. (1996). Sunflower response to a range of soil water contents. *European Journal of Agronomy* **5**, 161-167.
- Friend, A. D. (1995). Pgen - An integrated model of leaf photosynthesis, transpiration, and conductance. *Ecological Modelling* **77**, 233-255.
- Gallardo, M., Jackson, L. E. und Thompson, R. B. (1996). Shoot and root physiological responses to localised zones of soil moisture in cultivated and wild lettuce (*Lactuca* spp). *Plant, Cell and Environment* **19**, 1169-1178.
- Gallardo, M., Turner, N. C. und Ludwig, C. (1994). Water relations, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus cosentinii* leaves in response to drying different proportions of the root system. *Journal of Experimental Botany* **45**, 909-918.
- Gary, C., Jones, J. W. und Tchamitchiam, M. (1998). Crop modelling in horticulture: State of art. *Scientia Horticulturae* **74**, 3-20.
- Genuchten, M. T. (1980). A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soil. *Soil Science Society of America Journal* **44**, 982-998.
- Genuchten, M. T. und Nielsen, D. R. (1985). On describing and predicting the hydraulic properties of unsaturated soils. *Annales Geophysicae* **3**, 615-628.
- Grant, R. F. (1989). Simulation of carbon accumulation and partitioning in maize. *Agronomy Journal* **81**, 563-571.
- Hammer, G. L. und Muchow, R. C. (1994). Assessing climatic risk to sorghum production in water-limited subtropical environments I. Development and testing of a simulation model. *Field Crops Research* **36**, 221-234.

- Hanks, R. J. (1974). Model for predicting plant yield as influenced by water use. *Agronomy Journal* **66**, 660-665.
- Hartge, K. H. und Horn, R. (1991). Einführung in die Bodenphysik, Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- Hartmann, H. D., Pfülb, E. und Zengerle, K. H. (1989a). Grundlage zum Wasserverbrauch von Gemüse. *Gartenbauwissenschaft* **53**, 215-222.
- Hartmann, H. D., Pfülb, E., Zengerle, K. H. und Hüster, H. (1989b). Steuerung der Bewässerung von Gemüse im Freiland. *Gemüse* **25**, 304-306.
- Hartmann, H. D., Zengerle, K. H., Brückner, U. und Cuck, H. (1988). Einfluss der Bewässerung auf den Ertrag von Blumenkohl. *Gemüse* **24**, 58-62.
- Henson, I. E., Jensen, C. R. und Turner, N. C. (1989). Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. I. Shoot response to soil water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* **16**, 401-413.
- Herkelrath, W. N., Miller, E. E. und Gardner, W. R. (1977). Water uptake by plants: II. The root contact model. *Soil Science Society of America Journal* **41**, 1039-1043.
- Hillel, D. (1971). Soil and water. Physical principles and processes, Academic Press, New York.
- Hoogenboom, G., Huck, M. G. und Peterson, C. M. (1987a). Root growth rate of soybean as affected by drought stress. *Agronomy Journal*. **79**, 607-614.
- Hoogenboom, G., Peterson, C. M. und Huck, M. G. (1987b). Shoot growth rate of soybeans as affected by drought stress. *Agronomy Journal* **79**, 598-607.
- Hsiao, T. C. (1990). Measurements of plant water status. In Irrigation of agricultural crops (B.A. Stewart und D.R. Nielsen, eds.), S. 243-279. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science of America, Inc., Soil Science of America, Inc., Madison, WI.
- Hsiao, T. C. und Jing, J. (1987). Leaf and roots expansive growth in response to water deficits. In Physiology of cell expansion during plant growth (D. J. Cosgrove und D. P. Knievel, eds.), S. 180-192. Am. Soc. Plant Physiol., Rockville, MD.
- Huck, M. G., Ishihara, K., Peterson, C. M. und Ushijima, T. (1983). Soybean adaption to water stress at selected stages of growth. *Plant Physiology* **73**, 422-427.
- Huck, M. G., Peterson, C. M., Hoogenboom, G. und Busch, C. D. (1986). Distribution of dry matter between shoots and roots of irrigated and nonirrigated determinate soybeans. *Agronomy Journal* **78**, 807-813.

- Husain, M. M., Reid, J. B., Othman, H. und Gallagher, J. N. (1990). Growth and water use of faba beans (*Vicia faba*) in sub-humid climate: I. Root and shoot adaption to drought stress. *Field Crops Research* **23**, 1-17.
- Jarvis, A. J. und Davies, W. J. (1998). The coupled response of stomatal conductance to photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **49**, 399-406.
- Jefferies, R. A. und Makerron, D. K. L. (1989). Radiation interception and growth of irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum*). *Field Crops Research* **22**, 101-112.
- Jensen, C. R., Mogensen, V. O., Andersen, M. N. und Henson, I. E. (1998a). Gas exchange and its factorial dependency in field-grown *Brassica napus* L. *European Journal of Agronomy* **9**, 53-70.
- Jensen, C. R., Mogensen, V. O., Mortensen, A., Andersen, M. N., Schjoerring, J. K., Thage, J. H. und Koribidis, J. (1996). Leaf photosynthesis and drought adaptation in field-grown oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Australian Journal of Plant Physiology* **23**, 631-644.
- Jensen, C. R., Mogensen, V. O., Poulsen, H. H., Henson, I. E., Aagot, S., Hansen, E., Ali, M. und Wollenweber, B. (1998b). Soil water matric potential rather than water content determines drought responses in field-grown lupin (*Lupinus angustifolius*). *Australian Journal of Plant Physiology* **25**, 353-363.
- Jensen, C. R., Svendsen, H., Andersen, M. N. und Lösch, R. (1993). Use of the root contact concept, an empirical leaf conductance model and pressure volume curves in simulating crop water relations. *Plant and Soil* **149**, 1-26.
- Johnson, I. R., Melkonian, J. J., Thornley, J. H. M. und Riha, S. J. (1991). A Model of water flow through plants incorporating shoot/root 'message' control of stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment* **14**, 531-544.
- Johnson, J. D. und Ferrell, W. K. (1983). Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. *Plant, Cell and Environment* **6**, 451-456.
- Jones, C. A., Bland, W. L., Ritchie, J. T. und Williams, J. R. (1991). Simulation of root growth. In *Modeling Plant and Soil Systems* (R. J. Hanks und J. T. Ritchie, eds.), S. 91-123. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science of America, Inc., Soil Science of America, Inc., Madison, WI.
- Jones, G. H. (1992). *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. University Press, Cambridge.
- Jones, H. G. (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **49**, 387-398.

- Jones, H. G. und Tardieu, F. (1998). Modelling water relations of horticultural crops: A review. *Scientia Horticulturae* **74**, 21-46.
- Jones, W. und Ritchie, J. T. (1990). Crop growth models. In Management of farm irrigation systems (G. J. Hoffman, T. A. Howell und K. H. Solomon, eds.), S. 63-89. American Society of Agricultural Engineers, St. Joseph, MI.
- Jordan, W. R., Dugas, W. A. und Shouse, P. J. (1983). Strategies for crop improvement for drought regions. In Plant production and management under drought conditions (J. F. Stone und W. O. Willis, eds.), S. 281-299. Elsevier, Amsterdam.
- Kage, H. (1992). Zu den Ursachen hoher Restnitratmengen beim Anbau von Ackerbohnen, Triade-Verlag Erika Claupein, Göttingen.
- Kage, H. (1994). Begrenzt die Wurzellängendichte die Wasseraufnahme von Kulturpflanzen?. *Mitt. Ges. Pflanzenbauwiss.* **7**, 33-38.
- Kage, H., Alt, C. und Stützel, H. (1999). Predicting dry matter production of cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) under unstressed conditions. I. Photosynthetic parameters of cauliflower leaves and its implications for calculations of dry matter production. *Scientia Horticulturae*, im Druck.
- Kage, H. und Ehlers, W. (1996). Does transport of water to roots limit water uptake of field crops? *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **159**, 583-590.
- Kage, H., Kochler, M., Alt, C. und Stützel, H. (2000a). Predicting dry matter partitioning between individual cauliflower leaves using a source limitation/sink hierarchy model. in Vorbereitung.
- Kage, H., Kochler, M. und Stützel, H. (2000b). Modelling root growth of cauliflower under unstressed conditions. *Plant and Soil* **223**, 133-147.
- Kage, H. und Stützel, H. (1999). A simple empirical model for predicting development and dry matter partitioning in cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*). *Scientia Horticulturae* **80**, 19-38.
- Kage, H. und Stützel, H. (2000). Predicting dry matter production of cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) under unstressed conditions II. Comparison of light use efficiency and photosynthesis-respiration based model modules *Scientia Horticulturae*, im Druck.
- Kaiser, W. M. (1987). Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum* **71**, 142-149.
- Kiniry, J. R., Blanchet, R., Williams, J. R., Texier, V., Jones, C. A. und Cabelguene, M. (1992). Sunflower simulation using the EPIC and ALMANAC models. *Field Crops Research* **30**, 403-423.

- Kiniry, J. R., Landivar, J. A., Witt, M., Gerik, T. J., Caverro, J. und Wade, L. J. (1999). Radiation-use efficiency response to vapor pressure deficit for maize and sorghum. *Field Crops Research* **56**, 265-270.
- Kirkham, M. B. (1990). Plant response to water deficits. In Irrigation of agriculture crops (B. A. Stewart und D. R. Nielsen, eds.), S. 323-342. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science of America, Inc., Soil Science of America, Inc., Madison, WI.
- Kleemola, J., Teitinnen, M. und Karvonen, T. (1996). Modelling crop growth and biomass partitioning to shoots and roots in relation to nitrogen and water availability, using a maximization principle. *Plant and Soil* **185**, 101-111.
- Klepper, B. (1990). Root growth and water uptake. In Irrigation of agricultural crops (B. A. Stewart und D. R. Nielsen, eds.), Vol. 30, S. 281-322. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science of America, Inc., Soil Science of America, Inc., Madison, WI.
- Klepper, B. und Rickman, R. W. (1990). Modeling crop root growth and function. *Advances in Agronomy* **44**, 113-132.
- Klepper, B. R., Rickman, R. W. und Simpson, H. M. (1983). Farm manegement and the function of field crop root system. In Plant production and management under drought conditions (J. F. Stone und W. O. Willis, eds.), S. 115-141. Elsevier, Amsterdam.
- Kramer, P. J. (1983). Water relations of plants, Academic Press.
- Kumar, A., Singh, D. P. und Singh, P. (1994). Influence of water stress on photosynthesis, transpiration, water-use efficiency and yield of *Brassica juncea* L. *Field Crops Research* **37**, 95-101.
- Kumar, A., Singh, P., Singh, D. P., Singh, H. und Sharma, H. C. (1984). Differences in osmoregulation in *Brassica* species. *Annals of Botany* **54**, 537-541.
- Lecoeur, J., Wery, J. und Sinclair, T. R. (1996). Model of leaf area expansion in field pea subjected to soil water deficits. *Agronomy Journal* **88**, 467-472.
- Lecoeur, J., Wery, J., Turc, O. und Tardieu, F. (1995). Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: Cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. *Journal of Experimental Botany* **46**, 1093-1101.
- Leuning, R. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell and Environment* **18**, 339-355.
- Li, X., Feng, Y. und Boersma, L. (1994). Partition of photosynthates between shoot and root in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) as a function of soil water potential and root temperature. *Plant and Soil* **164**, 43-50.

- Lockhart, J. A. (1965). Cell extension. *In* Plant biochemistry (J. Bonner und J. E. Vaerner, eds.), S. 826-849. Academic Press, New York.
- Lopez, F. B., Setter, T. L. und McDavid, C. R. (1988). Photosynthesis and water vapor exchange of pigeonpea leaves in response to water deficit and recovery. *Crop Science* **28**, 141-145.
- Lorenz, H.-P., Schlackhecken, J., Engl, G., Maync, A., Ziegler, J. und Kohl, M. (1989). Ordnungsgemäße Stickstoff-Versorgung im Freiland-Gemüsebau nach dem "Kulturbegleitenden Nmin Sollwerte (KNS)-System", Ministerium für Landwirtschaft Weinbau und Forsten Rheinland-Pfalz, Mainz.
- Ludlow, M. M. und Muchow, R. C. (1990). A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy* **43**, 107-153.
- Lynn, B. H. und Carlson, T. N. (1990). A stomatal resistance model illustrating plant vs. external control of transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology* **52**, 5-43.
- Maertens, C. (1987). Ways of using endoscopy to determine growth and quality of root systems. *In* "Minirhizotron observation tubes: Methods and applications for measuring rhizosphere dynamics" (H. M. Taylor, ed.), S. 31-37. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Soil Science Society of America, Inc., Madison WI.
- Manschadi, A. M., Sauerborn, J., Stützel, H., Göbel, W. und Saxena, M. C. (1998). Simulation of faba bean (*Vicia faba* L.) growth and development under mediterranean conditions: Modell adaption and evaluation. *European Journal of Agronomy* **9**, 273-293.
- Marcelis, L. F. M. (1993). Simulation of biomass allocation in greenhouse crops - A review. *Acta Horticulturae* **328**, 49-67.
- Marcelis, L. F. M. (1996). Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* **47**, 1281-1291.
- Marcelis, L. F. M., Heuvelink, E. und Goudriaan, J. (1998). Modelling biomass production and yield of horticulture crops: A review. *Scientia Horticulturae* **74**, 83-111.
- Markhart III, A. H. und Smit, B. (1990). Measurement of root hydraulic conductance. *Hort Science* **25**, 282-287.
- Marquardt, D. W. (1963). An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics* **11**, 431-441.
- McCoy, E. L., Boersma, L. und Ekasingh, M. (1990). Net carbon allocation in soybean seedlings as influenced by soil water stress at two soil temperatures. *The Botanical gazette* **151**, 497-505.

- McCree, K. J. und Richardson, S. G. (1987). Stomatal closure vs. osmotic adjustment: A comparison of stress responses. *Crop Science* **27**, 539-543.
- McDonald, A. J. S. und Davies, W. J. (1996). Keeping in touch: Response of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply. *Advances in Botanical Research* **22**, 229-300.
- McIntyre, B. D., Flower, D. J. und Riha, S. J. (1993). Temperature and soil water status effects on radiation use and growth of pearl millet in a semi-arid environment. *Agricultural and Forest Meteorology* **66**, 193-207.
- Meinke, H., Rabbinge, R., Hammer, G. L. und van Keulen, H. (1998). Improving wheat simulation capabilities in Australia from a cropping systems perspective III. The integrated wheat model (I_WHEAT). *European Journal of Agronomy* **8**, 101-116.
- Melkonian, J. und Wolfe, D. W. (1993). An evaluation of hydraulic vs. non-hydraulic root signals controlling shoot response to soil water deficits in cucumber. *Acta Horticulturae* **335**, 173-182.
- Melkonian, J. und Wolfe, D. W. (1995). Relative sensitivity of leaf elongation and stomatal conductance of cucumber plants to changes in leaf and soil water potentials. *Canadian Journal of Plant Science* **75**, 909-915.
- Monsi, M. und Saeki, T. (1953). Über den Lichtfaktor in Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japan. J. Botany* **14**, 22-52.
- Monteith, J. L. (1965). Evaporation and environment. In Soc. Exp. Biol. Symp. XIX., S. 205-234. Univ. Press, Cambridge.
- Monteith, J. L. (1995). A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment* **18**, 357-364.
- Monteith, J. L. und Unsworth, M. H. (1990). Principles of environmental physics, Edward Arnold, New York.
- Morgan, J. M. (1992). Adaptation to water deficits in three grain legume species. Mechanisms of turgor maintenance. *Field Crops Research* **29**, 91-106.
- Morgan, J. M., Rodriguez-Maribona, B. und Knights, E. J. (1991). Adaptation to water deficit in chickpea breeding lines by osmoregulation: Relationship to grain-yields in the field. *Field Crops Research* **27**, 61-70.
- Mott, K. A. und Parkhurst, D. F. (1991). Stomatal response to humidity in air and helox. *Plant, Cell and Environment* **14**, 509-515.
- Nam, N. H., Subbarao, G. V., Chauhan, Y. S. und Johansen, C. (1998). Importance of canopy attributes in determining dry matter accumulation of pigeonpea under contrasting moisture regimes. *Crop Science* **38**, 955-961.

- Nicolodi, C., A., M. und Di Marco, G. (1988). Water status effects on net photosynthesis in field-grown alfalfa. *Crop Science* **28**, 944-948.
- Nye, P. H. und Tinker, P. B. (1977). Solute movement in the soil-root system, University of California Press, Berkeley.
- Olesen, J. E. und Grevsen, K. (1997). Effects of temperature and irradiance on vegetative growth of cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) and broccoli (*Brassica oleracea* L. *italica*). *Journal of Experimental Botany* **48**, 1591-1598.
- Olesen, J. E. und Grevsen, K. (2000). A Simulation model of climate effects on plant productivity and variability in cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*). *Scientia Horticulturae* **83**, 83-107.
- Olioso, A., Carlson, T. N. und Brisson, N. (1996). Simulation of diurnal transpiration and photosynthesis of a water stressed soybean crop. *Agricultural and Forest Meteorology* **81**, 41-59.
- Passioura, J. B. (1984). Hydraulic resistance of plants: I. Constant or variable? *Australian Journal of Plant Physiology* **11**, 333-339.
- Passioura, J. B. und Munns, R. (1984). Hydraulic resistance of plants: II. Effects of rooting medium and time of day, in barley and lupin. *Australian Journal of Plant Physiology* **11**, 341-350.
- Pearsall, H. W. (1927). Growth studies. VI On the relative sizes of growing plant organs. *Annals of Botany* **41**, 549-556.
- Rabha, B. K. und Uprety, D. C. (1998). Effects of elevated CO₂ and moisture stress on *Brassica juncea*. *Photosynthetica* **35**, 597-602.
- Randall, H. C. und Sinclair, T. S. (1988). Sensitivity of soybean leaf development to water deficits. *Plant, Cell and Environment* **11**, 835-839.
- Rawson, H. M. und Turner, N. C. (1982a). Recovery from water stress in five sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars. I. Effects of the timing of water application on leaf area and seed production. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**, 437-448.
- Rawson, H. M. und Turner, N. C. (1982b). Recovery from water stress in five sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars. II. The development of leaf area. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**, 449-460.
- Ray, J. D. und Sinclair, T. R. (1997). Stomatal closure of maize hybrids in response to drying soil. *Crop Science* **37**, 803-807.
- Reid, J. B. (1990). Growth and water use of faba beans (*Vicia faba*) in a subhumid climate II. Simulation analysis of crop response to drought. *Field Crops Research* **23**, 19-38.

- Reid, J. B. und Huck, M. G. (1990). Diurnal variation of crop hydraulic resistance: A new analysis. *Agronomy Journal* **82**, 827-834.
- Reynolds, J. F. und Chen, J. (1996). Modelling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply. Coordination versus optimization. *Plant and Soil* **185**, 65-74.
- Ritchie, J. T. (1972). Model for predicting evaporation from a row crops with incomplete cover. *Water Resources Research* **8**, 1204-1213.
- Ritchie, J. T. und Burnett, E. (1971). Dryland evaporative flux in a subhumide climate: II. Plant influence. *Agronomy Journal* **63**, 56-62.
- Ritchie, S. W., Nguyen, H. T. und Holaday, A. S. (1990). Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science* **30**, 105-111.
- Rodrigues, M. L., Pacheco, C. M. A. und Chaves, M. M. (1995). Soil-plant water relations, root distribution and biomass partitioning in *Lupinus albus* L. under drought conditions. *Journal of Experimental Botany* **46**, 947-956.
- Rodriguez-Maribona, B., Tenorio, J. L., Conde, J. R. und Ayerbe, L. (1992). Correlation between yield and osmotic adjustment of peas (*Pisum sativum* L.) under drought stress. *Field Crops Research* **29**, 15-22.
- Röhrig, M. (1999). Modelling the light competition between crops and weeds, Universität Hannover, Dissertation, Hannover.
- Saab, I. N. und Sharp, R. E. (1989). Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: Inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance. *Planta* **179**, 466-474.
- Sadras, V. O. und Milroy, S. P. (1996). Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *Field Crops Research* **47**, 253-266.
- Sadras, V. O., Villalobos, F. J., Fereres, E. und Wolfe, D. W. (1993). Leaf response to soil water deficits: Comparative sensitivity of leaf expansion rate and leaf conductance in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant and Soil* **153**, 189-194.
- Saliendra, N. Z., Sperry, J. S. und Comstock, J. P. (1995). Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta* **196**, 357-366.
- SAS/STAT. (1990). User's guide, Version 6.
- Savage, M. J., Ritchie, J. T., Bland, W. L. und Dugas, W. A. (1996). Lower limit of soil water availability. *Agronomy Journal* **88**, 644-651.

- Schulze, E.-D. (1986a). Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology* **37**, 247-274.
- Schulze, E.-D. (1986b). Whole-plant response to drought. *Australian Journal of Plant Physiology* **13**, 127-141.
- Schulze, E.-D. und Hall, A. E. (1982). Stomatal response, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation* (O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond und H. Ziegler, eds.), Vol. B, S. 181-230. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- Setter, T. L. (1990). Transport/harvest index: Photosynthate partitioning in stressed plants. In *Stress response in plants: Adaption and acclimation mechanisms* (R. G. Alscher und J. R. Cumming, eds.), S. 17-36. Wiley-Liss, Inc., New York.
- Sharp, R. E. und Davies, W. J. (1985). Root growth and water uptake by maize plants in drying soil. *Journal of Experimental Botany* **36**, 1441-1456.
- Sharp, R. E. und Davies, W. J. (1989). Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In *Plant under Stress* (H. G. Jones, T. J. Flowers und M. B. Jones, eds.). Cambridge University press, Cambridge.
- Sinclair, T. R., Hammond, L. C. und Harrison, J. (1998). Extractable soil water and transpiration of soybean on sandy soils. *Agronomy Journal* **90**, 363-368.
- Sinclair, T. R. und Ludlow, M. M. (1986). Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Australian Journal of Plant Physiology* **13**, 329-341.
- Singh, D. P., Singh, P., Sharma, H. C. und Turner, N. C. (1987). Influence of water deficits on the water relations, canopy gas exchange, and yield of chickpea (*Cicer arietinum*). *Field Crops Research* **16**, 231-241.
- Smith, M. (1992). Expert consultation on revision of FAO methodologies for crop water requirements, FAO, Rome.
- Smith, P., Smith, J. U., Powlson, D. S., McGill, W. B., Arah, J. R. M., Chertov, O. G., Coleman, K., Franko, U., Frolking, S., Jenkinson, D. S., Jensen, L. S., Kelly, R. H., Klein-Gunnewiek, H., Komarov, A. S., Li, C., Molina, J. A. E., Mueller, T., Parton, W. J., Thornley, J. H. M. und Whitmore, A. P. (1997). A comparison of the performance of nine soil organic matter models using datasets from seven long-term experiments. *Geoderma* **81**, 153-225.
- Soltani, A., Ghassemi-Golezani, K., Khooie, F. R. und Moghaddam, M. (1999). A simple model for chickpea growth and yield. *Field Crops Research* **62**, 213-224.

- Stockle, C. und Campbell, G. S. (1985). A simulation model for predicted effect of water stress on yield: An example using corn. *In* Advances in irrigation (D. Hillel, ed.), Vol. 3, S. 283-311. Academic Press inc., New York.
- Stockle, C. O. und Kiniry, J. R. (1990). Variability in crop radiation-use efficiency associated with vapor-pressure deficits. *Field Crops Research* **25**, 171-181.
- Stockle, C. O., Martin, S. A. und Campbell, G. S. (1994). CropSyst, a cropping systems simulation model: Water/nitrogen budgets and crop yield. *Agricultural Systems* **46**, 335-359.
- Stützel, H. und Aufhammer, W. (1991a). Dry matter partitioning in a determinate and in a indeterminate cultivar of *Vicia faba* under contrasting plant distribution and population densities. *Annals of Botany* **67**, 487-495.
- Stützel, H. und Aufhammer, W. (1991b). Light interception and utilization of determinate and interdeterminate cultivars of *Vicia faba* L. under contrasting plant distributions and population densities. *Journal of Agricultural Science* **116**, 481-487.
- Stützel, H., Charles-Edwards, D. A. und Beech, D. F. (1988). A model of the partitioning of new above-ground dry matter. *Annals of Botany* **61**, 481-487.
- Swan, J. B., Staricka, J. A., Shaffer, M. J., Paulson, W. H. und Peterson, A. E. (1990). Corn yield response to water stress, heat units, and management: Model development and calibration. *Soil Science Society of America Journal* **54**, 209-216.
- Szeicz, G. (1974). Solar radiation for plant growth. *J.Appl.Ecol.* **11**, 617-643.
- Tanguiling, V. C., Yambao, E. B., O'Toole, J. C. und De Datta, S. K. (1987). Water stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient uptake of rice, maize, and soybean. *Plant and Soil* **103**, 155-168.
- Tanner, C. B. und Sinclair, T. R. (1983). Efficient water use in crop production: Research or re-search? *In* Limitations to efficient water use in crop production (H. M. Taylor, W. R. Jordan und T. R. Sinclair, eds.). American Society of Agronomy, Inc., Crop Science of America, Inc., Soil Science of America, Inc., Madison, Wisconsin.
- Tardieu, F., Granier, C. und Muller, B. (1999). Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: Are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *New Phytol.* **143**, 33-43.
- Tardieu, F. und Katerji, N. (1991). Plant response to the soil water reserve: Consequences of the root system environment. *Irrigation Science* **12**, 145-152.
- Tardieu, F. und Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control unter fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling

- isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* **49**, 419-432.
- Tardieu, F., Zhang, J. und Gowing, D. J. G. (1993). Stomatal control by both [ABA] in the xylem sap and leaf water status: A test of a model for droughted or ABA-fed field-grown maize. *Plant, Cell and Environment* **16**, 413-420.
- Teitinen, M., Karvonen, T. und Peltonen, J. (1994). A dynamic model for water and nitrogen limited growth in spring wheat to predict yield and quality. *J. Agronomy and Crop Science* **172**, 90-103.
- Tennant, D. (1975). A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J.Ecol.* **63**, 995-1001.
- Thompson, D. S., Wilkinson, S., Bacon, M. A. und Davies, W. J. (1997). Multiple signals and mechanisms that regulate leaf growth and stomatal behavior during water deficit. *Physiologia Plantarum* **100**, 303-313.
- Thornley, J. H. M. (1996). Modelling water in crops and plant ecosystems. *Annals of Botany* **77**, 261-275.
- Thornley, J. H. M. und Johnson, I. R. (1990). Plant and crop modelling. A mathematical approach to plant and crop physiology, Clarendon Press, Oxford.
- Trejo, C. L. und Davies, W. J. (1991). Drought-induced closure of *Phaseolus vulgaris* L. stomata precedes leaf water deficit and any increase in xylem ABA concentration. *Journal of Experimental Botany* **42**, 1507-1515.
- Turner, N. C. (1986). Crop water deficits: A decade of progress. *Advances in Agronomy* **39**, 1-51.
- Turner, N. C. (1991). Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agricultural and Forest Meteorology* **54**, 137-154.
- van den Broeck, B. J. und Kabat, P. (1995). SWACROP: Dynamic simulation model of soil water and crop yield applied to potatoes. In Modelling and Parameterization of the soil-plant-atmosphere system: A comparison of potato growth models (P. Kabat, B. Marshall, B. J. van den Broek, J. Vos und H. van Keulen, eds.). Wageningen Pers, Wageningen.
- van den Honert (1948). Water transport as an catenary process. *Discussion of the Faraday Society* **3**, 146-153.
- van Keulen, H. und Seligman, N. G. (1987). Simulation of water use, nitrogen nutrition and growth of a spring wheat crop, Pudoc, Wageningen.
- Walker, A. (1997). ModelMaker. Cherwell Scientific, Oxford.

- Westgate, M. E. und Boyer, J. S. (1985). Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta* **164**, 540-549.
- Wiebe, H.-J. (1971). Wasserspannung und Sellerieertrag auf zwei verschiedenen Böden. *Gartenbauwissenschaft* **36**, 297-302.
- Wiebe, H.-J. (1981). Influence of soil water potential during different growth periods on yield of cauliflower: Abstracts Posterpräsentation. In Third international symposium on watersupply and irrigation in the open and under protected cultivation. International Society for Horticultural Science, Wageningen, NL.
- Willert, J. v., Matyssek, R. und Herppich, W. (1995). Experimentelle Pflanzenökologie, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Williams, J. R., Jones, C. A., Kiniry, J. R. und Spanel, D. A. (1989). The EPIC crop growth model. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* **32**, 497-511.
- Wilson, J. B. (1988). A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. *Annals of Botany* **61**, 433-449.
- Wopereis, M. C. S., Kropff, M. J., Maligaya, A. R. und Tuong, T. P. (1996). Drought-stress response of two lowland rice cultivars to soil water status. *Field Crops Research* **46**, 21-39.
- Wösten, J. H. M. und van Genuchten, M. T. (1988). Using texture and other soil properties to predict the unsaturated soil hydraulic functions. *Soil Science Society of America Journal* **52**, 1762-1770.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. H. Stützel danke ich für die Überlassung des Themas und die vielfältigen Diskussionen.

Herrn Prof. Dr. U. Schmidhalter danke ich für die Übernahme des Korreferates.

Herrn Dr. H. Kage danke ich für die konstruktive Unterstützung jeglicher Art, die die Erstellung dieser Arbeit wesentlich gefördert hat..

Allen Mitarbeitern des Instituts für Gemüse- und Obstbau, Abteilung Gemüsebau, der Universität Hannover danke ich für die freundliche und herzliche Unterstützung, die mir stets zuteil wurde. Insbesondere die freundschaftliche Zusammenarbeit mit den wissenschaftlichen Mitarbeitern des Instituts habe ich sehr genossen.

Ferner danke ich Frau Susanne Scheck für Ihre Langmut und für die finanzielle Unterstützung während der Dauer der Arbeit.

Schließlich sei der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung der vorliegenden Arbeit gedankt.